

С. М. БЛИНКОВ, И. И. ГЛЕЗЕР

МОЗГ
ЧЕЛОВЕКА
В ЦИФРАХ
И
ТАБЛИЦАХ

С. М. БАННОВ

МО
ЧЕЛО
В ЦИ
ТАБЛ

ИЗД
ЛЕН

С. М. БЛИНКОВ, И. И. ГЛЕЗЕР

МОЗГ
ЧЕЛОВЕКА
В ЦИФРАХ
и
ТАБЛИЦАХ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МЕДИЦИНА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ 1964

УДК 611.81/82—087.817

Издание книги рекомендовано редакционно-издательским советом Академии медицинских наук СССР

В книге систематизированы результаты опубликованных в литературе, а также собственных количественных исследований морфологических структур головного и спинного мозга человека. Приводятся сведения о линейных размерах, объеме, весе мозга и его элементов, количестве и густоте расположения клеток, волокон и кровеносных сосудов, их индивидуальной изменчивости, особенностях индивидуального и видового развития. Рассматривается значение количественных определений для суждения о конструкции различных отделов центральной нервной системы.

Книга представляет собой справочное пособие для невропатологов, нейрохирургов, психиатров, анатомов, физиологов, психологов и представителей других дисциплин, интересующихся структурой и функцией мозга.

Отзывы просим направлять по адресу:
Ленинград, Д-104, ул. Некрасова, 10,
Ленинградское отделение издательства «Медицина».

Применение мер
стику, но позволяет
ний, глубже проини
Поскольку в центра
группами, состоящим
лизу их строения це
тоды. Однако следуе
полагается в механи
системе элементы, со
другу, отличаются
востью. Различные
ний, мозгового ство
первых, расположен
чеством, величиной
отличаются не толь
но также количество
Без количественн
мерности индивидуа
делов центральной
без таких опред
ность.
Не менее вели
структурных элеме
практической медиц
колах, как правило
размеров одних эл
больше, чем в норм
нивать на основе о
водя измерений.
Между тем до
о количественных с
разрозненны и весь
так как недостаточн
области и последстви
ных определений

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Глава I. Методика количественных определений морфологических структур центральной нервной системы (С. М. Блинков и И. И. Глезер)	5
§ 1. Вес мозга	6
§ 2. Объем мозга	8
§ 3. Поверхность мозга	9
§ 4. Линейные размеры мозга	14
§ 5. Толщина срезов и ее значение для количественных определений	15
§ 6. Нейроны. Размеры	18
§ 7. Нейроны. Количество и суммарный объем	23
§ 8. Глиальные клетки и глиальный индекс	29
§ 9. Нервные волокна	31
§ 10. Кровеносные сосуды	32
Глава II. Количественный анализ структуры нейрона (И. И. Глезер)	39
§ 1. Вес и объем нейрона. Соотношение между размерами тела нейрона и его отростками	—
§ 2. Тело нейрона и его органеллы	41
Клеточная мембрана	—
Тигроид	42
Аппарат Гольджи	43
Митохондрии	44
Нейрофибриллы	46
§ 3. Ядро и ядрышко	—
§ 4. Отростки нейрона	50
Дендрит	—
Аксон и его оболочка	53
§ 5. Синапсы	54
§ 6. Величины межклеточных промежутков и конструкция центральной нервной системы	56
Глава III. Спинной мозг (С. М. Блинков)	56
§ 1. Вес, длина, объем и диаметр поперечного сечения	59
§ 2. Спинномозговые узлы	—
§ 3. Спинномозговые корешки и пограничный симпатический ствол	61
Задние корешки	—
Передние корешки	65
Пограничный симпатический ствол	70
§ 4. Клеточные формации	—
§ 5. Проводящие пути и синаптический аппарат	75
Проводящие пути	—
Синаптический аппарат	77
§ 6. Некоторые выводы из количественных определений	78
Глава IV. Пирамидный пучок (С. М. Блинков)	82
§ 1. Площадь поперечного сечения. Количество, густота расположения и диаметр волокон	—

Площадь поперечного сечения	82
Количество волокон в пирамидном пучке	83
Густота расположения волокон	84
Диаметр волокон пирамидного пучка	85
§ 2. Место возникновения, место окончания и перекрест волокон	86
Место возникновения волокон	—
Место окончания волокон	90
Перекрест волокон	92
§ 3. Значение пирамидного пучка	94
Глава V. Черепномозговые нервы (С. М. Блинков)	98
§ 1. Подъязычный нерв	—
§ 2. Блуждающий нерв	99
§ 3. Нерв улитки	105
§ 4. Вестибулярный нерв	106
§ 5. Лицевой нерв	108
§ 6. Отводящий нерв	114
§ 7. Тройничный нерв	115
§ 8. Блоковый нерв	119
§ 9. Глазодвигательный нерв	120
§ 10. Зрительный нерв	122
Сетчатка	—
Зрительный нерв	123
§ 11. Обонятельный нерв	125
Глава VI. Вес, объем и линейные размеры головного мозга (И. И. Глезер)	127
§ 1. Вес и линейные размеры головного мозга взрослого человека	—
Вес головного мозга	129
Линейные размеры головного мозга	—
§ 2. Вес и объем головного мозга человека в процессе индивидуального развития	—
§ 3. Емкость мозгового черепа у древнейших гоминид, у ископаемого и современного человека	133
§ 4. Вес головного мозга в сравнительноанатомическом ряду животных	135
§ 5. Объем желудочков головного мозга	138
Глава VII. Ствол мозга (С. М. Блинков)	141
§ 1. Линейные размеры и объем	142
§ 2. Объем стволовых клеточных формаций	—
§ 3. Количество и густота расположения клеток в ядрах нижнего отдела мозгового ствола	145
§ 4. Количество клеток в четверохолмий и коленчатых телах	147
Нижние бугры четверохолмия и внутренние коленчатые тела	—
Верхние бугры четверохолмия и наружные коленчатые тела	—
§ 5. Проводящие пути мозгового ствола ниже межуточного мозга	149
§ 6. Межуточный мозг. Клетки и волокна	150
Глава VIII. Мозжечок (С. М. Блинков)	155
§ 1. Вес, объем, линейные размеры и поверхность	—
Вес, объем и линейные размеры	157
Поверхность	158
§ 2. Ядра мозжечка	160
§ 3. Кора мозжечка	—
Ширина слоев	161
Количество клеток	469

Размеры клеток	162
Отростки и синаптический аппарат	163
§ 4. Количественные показатели структуры и функция моз- жечка	165
Глава IX. Базальные узлы и спайки переднего мозга (С. М. Блинков)	169
§ 1. Базальные узлы у человека и животных	—
Базальные узлы у человека	—
Базальные узлы у животных	170
§ 2. Мозолистое тело и передняя спайка у человека и живот- ных	172
Глава X. Кора большого мозга. Объем, поверхность, ширина слоев (И. И. Глезер)	174
§ 1. Объем коры	—
§ 2. Поверхность коры	175
Поверхность коры у взрослого	—
Поверхность коры в процессе развития	177
§ 3. Поверхность коры у млекопитающих	180
§ 4. Ширина коры	183
Ширина коры у человека	—
Ширина коры у некоторых млекопитающих	185
Глава XI. Кора большого мозга. Размеры клеток (И. И. Глезер)	188
§ 1. Размеры корковых клеток у взрослого человека	—
Размеры клеток	—
Связь размеров клеток с топографией корковых полей у человека	189
Закон нормального распределения клеток различной вели- чины и структура коры большого мозга человека	—
§ 2. Размеры клеток коры в онтогенезе у человека	191
§ 3. Размеры клеток коры в сравнительноанатомическом ряду млекопитающих	196
Размер клеток у взрослых животных	—
Размер клеток коры в онтогенезе у животных	198
§ 4. Размеры клеток и их значение для функциональных осо- бенностей коры мозга	200
Глава XII. Кора большого мозга. Количество клеток (И. И. Глезер)	203
§ 1. Количество клеток в коре большого мозга человека	—
§ 2. Плотность расположения клеток в коре большого мозга человека	205
Взрослый человек	—
Индивидуальное развитие человека	207
§ 3. Количество и плотность расположения клеток в коре большого мозга животных	209
§ 4. О соотношении между количеством различных типов клеток в мозговой коре	213
Глава XIII. Конструкция анализаторов и двигательных аппаратов (С. М. Блинков)	217
§ 1. Особенности структуры и функции проводящих систем	—
§ 2. Двигательные проводники	221
§ 3. Чувствительные проводники	223
§ 4. Обонятельный анализатор	226
§ 5. Зрительный анализатор	227
§ 6. Слуховой анализатор	229
§ 7. Сходство и различие между структурой обонятельного, зрительного, слухового и общечувствительного анализа- торов	230
Количественные соотношения между периферическими ре- цепторными аппаратами и нервами	—

Количественные соотношения между нервами, подкорковыми и корковыми структурами	231
Слуховой и зрительный анализатор у животных с преобладанием зрительных или слуховых функций	233
§ 8. Корковые структуры. Вопросы доминантности полушария, индивидуальных особенностей мозга и развития ядерных зон анализаторов	235
Соотношение между величиной корковых полей в обоих полушариях и коэффициент асимметрии у человека	—
Сущность индивидуальной изменчивости корковых полей	237
Структура корковых концов анализаторов	239
Глава XIV. Глия (С. М. Блинков)	242
§ 1. Задачи количественных определений глиальных клеток	—
§ 2. Размер глиальных клеток	243
§ 3. Глиальный индекс	244
Глиальный индекс у взрослого человека	—
Глиальный индекс в онтогенезе человека	246
Глиальный индекс у животных	247
§ 4. Густота расположения глиальных клеток	248
Густота расположения глиальных клеток у взрослого человека	—
Густота расположения глиальных клеток у человека в зависимости от возраста	250
Густота расположения глиальных клеток у животных	251
§ 5. Соотношение между количеством различных типов глиальных клеток	252
§ 6. Общее количество клеток в формациях головного мозга	254
§ 7. Количественные показатели структуры и функция глии	255
Глава XV. Кровоснабжение мозга (С. М. Блинков)	260
§ 1. Внемозговые и радиальные кровеносные сосуды	—
Главные питающие мозг артерии: сонные и позвоночные	—
Артерии виллизиева круга	261
Периферические ветви артерий виллизиева круга	262
Центральные или базальные ветви артерий виллизиева круга	263
Основная артерия (arteria basilaris) и артерии, кровоснабжающие продолговатый мозг, варолиев мост, черепномозговые нервы и мозжечок	—
Вены мягкой мозговой оболочки головного и спинного мозга	265
Артериальные анастомозы и петли в мягкой мозговой оболочке большого мозга	—
Радиальные корковые артерии большого мозга	266
§ 2. Внутримозговые кровеносные сосуды	267
Диаметр внутримозговых артерий и вен. Размеры петель капиллярной сети	—
Диаметр капилляров и соотношение между поверхностью их стенки и объемом крови	269
Объем, занимаемый капиллярами в мозговом веществе	271
§ 3. Внутримозговая капиллярная сеть	272
Длина капилляров у человека	—
Длина капилляров у животных	273
§ 4. Кровоснабжение нейронов	275
Длина капилляров, скорость кровотока и плотность расположения нейронов	—
Соотношение между капиллярами и нейронами	—
Кровоснабжение и функциональные особенности нервной ткани	276
Таблицы	279
Литература	433

ПРЕДИСЛОВИЕ

Применение меры и числа не только уточняет характеристику, но позволяет вскрыть совершенно новые стороны явлений, глубже проникнуть в существующие между ними связи. Поскольку в центральной нервной системе мы имеем дело с группами, состоящими из большого количества элементов, к анализу их строения целесообразно применить статистические методы. Однако следует помнить, что в отличие от того, что предполагается в механических системах, в центральной нервной системе элементы, составляющие группы, не тождественны друг другу, отличаются многообразием и индивидуальной изменчивостью. Различные корковые поля, ядра подкорковых образований, мозгового ствола и спинного мозга характеризуются, во-первых, расположением и формой клеток и, во-вторых, их количеством, величиной и густотой расположения. Проводящие пути отличаются не только местом их происхождения и окончания, но также количеством и диаметром волокон.

Без количественных определений нельзя установить закономерности индивидуального и видового развития различных отделов центральной нервной системы и совершенно невозможно без таких определений охарактеризовать их вариабильность.

Не менее велико значение количественных определений структурных элементов центральной нервной системы для практической медицины. Во всех патологоанатомических протоколах, как правило, указывается на увеличение количества и размеров одних элементов и уменьшение других. Здесь еще больше, чем в норме, нельзя количественные соотношения оценивать на основе одного только общего впечатления, не производя измерений.

Между тем до настоящего времени литературные сведения о количественных соотношениях в центральной нервной системе разрозненны и весьма неполны. Такое положение имеет место, так как недостаточно осознан пробел в наших знаниях в этой области и вследствие чрезвычайной трудоемкости количественных определений в нервной системе. Годы труда необходимо

затратить, чтобы получить несколько цифр или несколько таблиц.

По-видимому, успехи в биологии, которые происходят в результате вторжения в нее современной математики, физики и автоматики, в ближайшее время приведут к значительному ускорению и уточнению количественных определений в мозгу. Для того, чтобы иметь представление о современном состоянии наших знаний и уяснить пути дальнейших исследований, настало время собрать воедино разрозненные в литературе данные о количестве и размерах нервных клеток, волокон, глии и сосудов в центральной нервной системе человека и животных.

В предлагаемой вниманию читателя книге сделана подобная попытка. Авторы основывались и на собственном опыте, так как посвятили много времени исследованию количественных соотношений в центральной нервной системе.

Проф. Г. И. Поляков любезно предоставил в наше распоряжение результаты работ, произведенных под его руководством на кафедре физиологии высшей нервной деятельности Московского университета им. М. В. Ломоносова, за что выражаем ему искреннюю благодарность.

Главы I (§ 8, 9, 10), III, IV, V, VII, VIII, IX, XIII, XIV и XV написаны С. М. Блинковым, главы I (§ 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7), II, VI, X, XI и XII — И. И. Глезером.

Авторы сознают, что они могли пропустить очень существенные сведения, опубликованные в специальных изданиях, и будут благодарны за критические замечания, исправления и дополнения, которые читатели найдут возможным сделать.

МЕТОДИКА КОЛ
МОРФОЛОГИЧЕС
НЕ

Достоверность кол
методикой измерения
свойственны большие
тели пользовались и
тодиками, сравнение
опубликованных в л
бенностей методики,
счетов. Обзор метод
оценки опубликован
чтобы иметь более по
о тех задачах, кото
методами и решени
перестройки старых
вания.

Вес, поверхность
зали очень подробн
генез, индивидуальн
гические сопоставле
sep, 1875; Хеннебер
мет, 1914, 1916; Кра
1928; Вейль — Weil
то, 1929; Хоши —
Клатт — Klatt, 1953

Глава I

МЕТОДИКА КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ОПРЕДЕЛЕНИЙ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Достоверность количественных исследований определяется методикой измерения и обработки материала. Каждой методике свойственны большие или малые ошибки. Поскольку исследователи пользовались и продолжают пользоваться различными методиками, сравнение результатов количественных определений, опубликованных в литературе, возможно лишь при учете особенностей методики, а иногда лишь после соответственных пересчетов. Обзор методик необходим не только для надлежащей оценки опубликованных в литературе сведений, но и для того, чтобы иметь более полное представление о перспективах науки, о тех задачах, которые могут быть разрешены современными методами и решение которых невозможно без кардинальной перестройки старых или выработки новых методов исследования.

Вес, поверхность, линейные размеры и объем мозга исследовали очень подробно и в различных аспектах (онтогенез, филогенез, индивидуальная изменчивость, патология, морфофизиологические сопоставления) Вагнер — Wagner, 1864; Янсен — Jensen, 1875; Хеннеберг — Henneberg, 1910—1911; Трамер — Trauer, 1914, 1916; Краус, Даусон и Вейль — Kraus, Dawson, Weil, 1928; Вейль — Weil, 1928; Н. С. Попов, 1929; Экономо — Economo, 1929; Хоши — Hoshi, 1930; Латимер — Latimer, 1950, 1955; Клатт — Klatt, 1955; А. А. Юргутис, 1957; Стефан — Stephan, 1960, и др.

Макроскопически определяемые структуры связаны с микроскопическим строением нервной ткани и имеют определенное значение для оценки соотношения между развитием различных отделов мозга и соотношения между развитием мозга и организма в целом.

§ 1. ВЕС МОЗГА

Вес мозга определяют взвешиванием на технических весах (торсионных или рычаговых) с точностью до 1 г (Стефан, 1960; А. А. Юргутис, 1957). Основные погрешности в измерениях зависят от способа и длительности фиксации и от срока, прошедшего от момента смерти до взвешивания. Для того, чтобы соблюсти равенство условий, наиболее правильно было бы взвешивать мозг тотчас после извлечения его из черепа. Однако сама процедура взвешивания ведет к деформации мозга и необратимым изменениям его структуры.

Вес мозга зависит и от способа его извлечения из черепной коробки. Некоторые авторы рекомендуют взвешивать мозг вместе с оболочками (Мартин — Martin, 1914), которые у женщин весят в среднем 49 г, а у мужчин — 56 г. К сожалению, авторы редко указывают, на каком уровне отделен головной мозг от спинного. Граница между головным и спинным мозгом проходит на уровне нижней границы перекреста пирамид (*decussatio pyramidum*). Для большинства исследований необходимо после извлечения мозга из черепа погрузить его в тот или иной фиксатор; иногда требуется фиксация *in situ*, в черепе, путем перфузии через сосудистое русло.

Для фиксации мозга употребляются формалин, этиловый спирт, смесь того и другого, жидкость Буэна, жидкость Карнуа, Мюллера, Орта и т. п.

Почти все фиксаторы приводят к значительным изменениям веса мозга. Эти изменения зависят от свойств фиксатора и продолжительности его воздействия на мозг (А. А. Юргутис, 1957; Ромейс — Romeis, 1958; Стефан — Stephan, 1960) (см. рис. 1 и табл. 1)¹.

На изменения размеров и структуры мозга под воздействием фиксирующих жидкостей влияют следующие факторы (Фронтера — Frontera, 1958):

I. Фиксатор.

А. Химический состав фиксатора.

1. Концентрация реактивов и осмотическое давление жидкости.
2. pH раствора.

Б. Температура раствора.

II. Техника.

- А. Время, истекшее после смерти.
- Б. Давление, примененное при вливании.
- В. Количество инъецированной жидкости.
- Г. Сроки воздействия фиксатора.

III. Ткань.

А. Видовые различия.

1. Химический состав мозга.

¹ Все таблицы помещены в приложении (стр. 279).

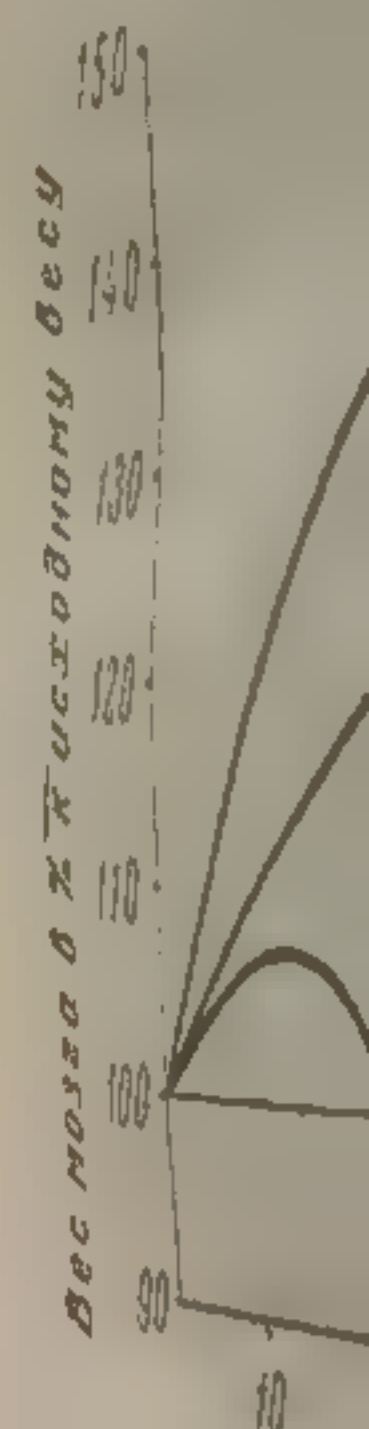


Рис. 1. Изменение веса мозга при фиксации формалином (I), 1% и в формалине (II), 1%.

По оси ординат — вес мозга в г, по оси абсцисс — время в минутах.

ной фиксации мозг (А. А. Юргутис, 1957) от возраста: содержание 70—80% у взрослых. Вес мозга особенно к заливке, т. е. к исследованию разл. С. Б. Зелигман (1957) при этом показан значительное большее количество формалина, чем при фиксации в физиологическом растворе (см. стр. 279).

Б. Индивидуальная вариабильность ■ пределах вида.

1. Химический состав мозга.
2. Пол.
3. Возраст.

При кратковременном воздействии фиксатора происходит изменение веса мозга. Фиксаторы, содержащие спирт, обычно понижают исходный вес за счет обезвоживания ткани, а фиксаторы с формолом вначале приводят к некоторому увеличению массы за счет набухания ткани (рис. 1). Однако при длитель-

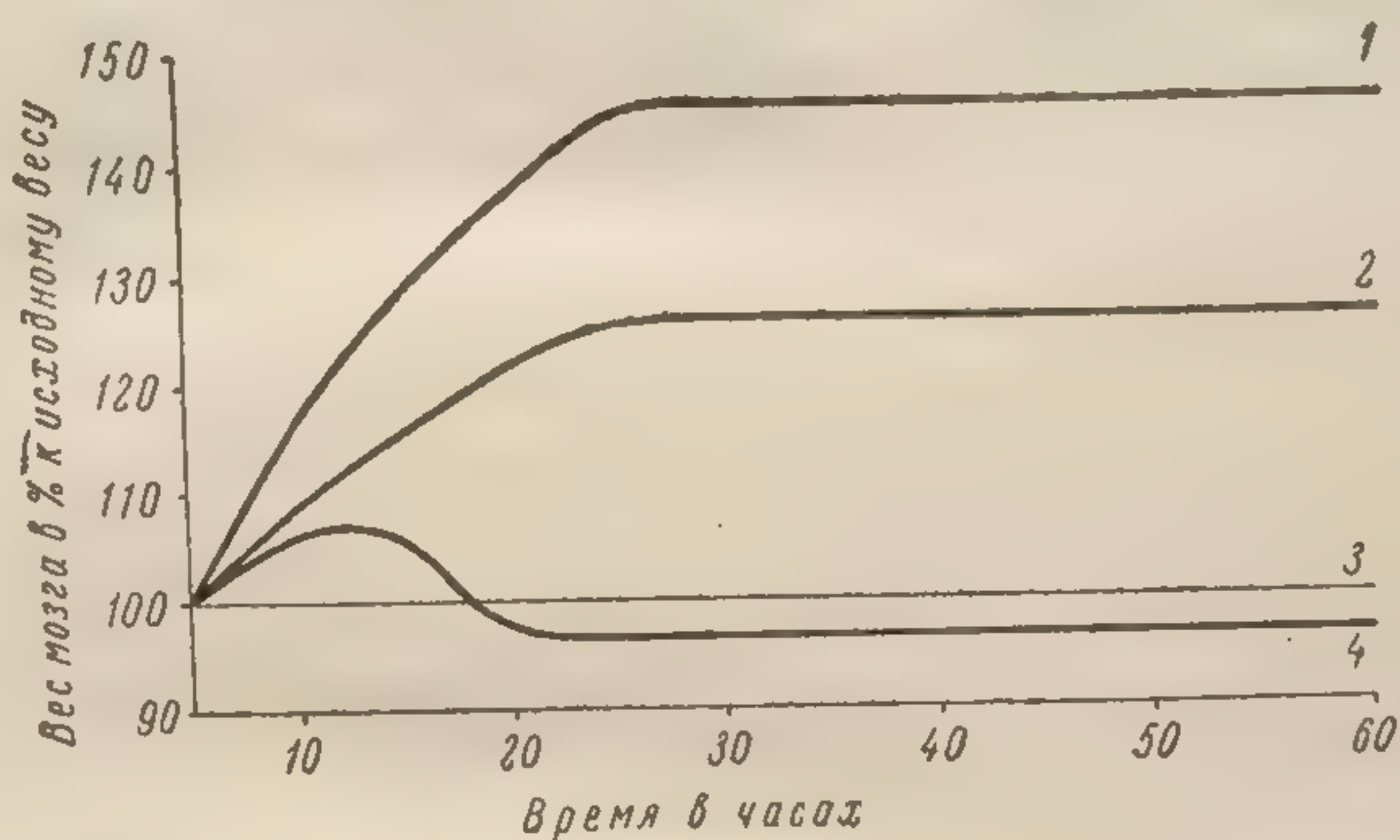


Рис. 1. Изменение веса мозга при фиксации в 4%-ном формалине (1), 10%-ном формалине (2), жидкости Буэна (3) и в формалине со спиртом (4) (Стефан, 1960).

По оси ординат — отношение веса фиксированного мозга к весу свежее извлеченного мозга ■ %. Вес свежее извлеченного мозга принят за 100%.

ной фиксации мозга (7—15 лет) его вес уменьшается до 16% (А. А. Юргутис, 1957). Изменения веса при фиксации зависят от возраста: содержание воды падает от 90% у новорожденного до 70—80% у взрослого (Гейнце — Heinze, 1959).

Вес мозга особенно значительно меняется при подготовке его к заливке, т. е. во время обезвоживания в алкоголе восходящей концентрации (Вейль, 1928) (см. табл. 1). Подробное исследование различных условий фиксации в формалине провел С. Б. Зелигман (1946). Автор сравнил способ фиксации погружения с инъекционным способом наливки мозга через сосуды. При этом показано, что фиксация через сосуды вызывает значительно большее набухание мозга, чем фиксация путем погружения в формалин. Показано также, что чем выше концентрация формалина, тем меньше набухает головной мозг. Наиболее интенсивно набухание происходит до 2-го дня после начала фиксации (см. табл. 2). Автор, однако, рекомендует инъекционный способ фиксации мозга, поскольку при погружении,

особенно в формалин высоких концентраций, на поверхности мозга образуется корка фиксированной ткани, а в глубоких частях мозга нефиксированная ткань может разлагаться.

§ 2. ОБЪЕМ МОЗГА

Объем мозга измеряется непосредственно путем погружения мозга в жидкость, чаще всего в воду, налитую в градуированную посуду (Фронтера, 1958). Косвенно об объеме мозга судят по объему полости мозгового черепа (Дюбуа — Dubois, 1930; В. В. Бунак, 1936). Этот способ незаменим при исследовании ископаемого материала. Полость мозгового черепа через *foramen occipitale magnum* заполняют сыпучим материалом, например зернами пшена, дробинками или же (после тщательной герметизации черепа) водой. Коэффициент корреляции между объемом черепа, измеренного путем заполнения его водой, и весом мозга равен по Бонину (Bonin, 1934) $0,827 \pm 0,056$.

Объем мозга, подготовленного для микроскопического исследования путем разделения его на непрерывную серию срезов через все полушарие, вычисляют, измерив площади каждого 10, 20 или 40-го среза по формуле (1). Площадь срезов определяют планиметром на зарисовках, сделанных с помощью проекционного аппарата при определенном увеличении (Стефан, 1961; Клатт, 1955; Харман — Негман, 1943):

$$V = \frac{\sum S_n \cdot m}{D^2} \cdot \alpha, \quad (1)$$

где V — объем мозга или его части;

S_n — площадь измеренных срезов;

m — число, указывающее, какой по счету срез взят для измерения;

D — линейное увеличение, под которым зарисована проекция среза;

α — толщина срезов.

Ошибки при вычислении объема мозга по площади срезов имеют три главных источника: методику изготовления микроскопических срезов, технику измерений и, наконец, способ вычисления. Нужно заметить, что коэффициенты сморщивания при изготовлении срезов сильно варьируют по данным различных авторов. Так, по Стефану, объем мозга после фиксации и заливки в парафин уменьшается в жидкости Буэна на 55%, в 10%-ном формалине — на 45%, в спирте + формалин — на 61%. По Ромейсу (1954), сморщивание значительно сильнее, и для жидкости Буэна составляет 71,5%, а для 10%-ного формалина — 80—85%, а для спирта + формалин — 90%.

Следует иметь в виду также, что при сжатии и набухании мозга объем различных его отделов изменяется неодинаково (Стефан, 1960).

Изменение объема мозговой ткани происходит на всех этапах при заключении ее в парафин (Стоуелл — Stowell, 1941) (табл. 3). Объем мозга при его обезвоживании изменяется неодинаково у животных разных отрядов, классов и семейств (Вейль, 1928) (см. табл. 1).

Как видно из табл. 1, объем мозга взрослого человека после обезвоживания меняется меньше, чем у других представителей позвоночных. Однако, если головной мозг взрослого человека сморщивается всего на 12%, у новорожденного он сморщивается на 50%, а у эмбриона — на 69%. Это обстоятельство связано с тем, что головной мозг у эмбриона содержит больше воды, чем у взрослого.

Для вычисления истинного объема мозга (т. е. его объема до воздействия фиксирующих и уплотняющих жидкостей) Стефан (1960) увеличивает объем, полученный путем измерения площади микроскопических парафиновых срезов в 1,82 раза.

Некоторые авторы предлагают вычислять объем, исходя из специфического веса мозга. Последний равен $1,037-1,036 \text{ г/см}^3 \pm \pm 0,0019$ (Стефан, 1960; Фронтера, 1958). Для вычисления объема нужно абсолютный вес мозга разделить на его специфический (удельный вес). В среднем 100 см^3 вещества мозга весят 91 г (Велькер — Welker; цит. по Я. Я. Рогинскому и М. Г. Левину, 1955).

Предложены формулы для вычисления объема мозга, исходя из линейных размеров черепа. Эти формулы выведены методом регрессии из эмпирических данных (Пирсон — Pearson, 1892):

$$E = 524,6 + 0,266 \times D \times Ш \times В \text{ для мужчин;} \quad (2)$$

$$E = 812,0 + 0,156 \times D \times Ш \times В \text{ для женщин,} \quad (3)$$

где E — объем полости черепа; D — длиннотный диаметр; $Ш$ — поперечный диаметр; $В$ — высотный диаметр.

Иногда используют и такую формулу (Мануврие — Manuvrier, 1902; цит. по Я. Я. Рогинскому и М. Г. Левину):

$$E = \frac{D \times Ш \times В}{2,28} \text{ для мужчин;} \quad (4)$$

$$E = \frac{D \times Ш \times В}{2,16} \text{ для женщин.} \quad (5)$$

Обозначения те же, что и в (2), (3). Удельный вес мозга, фиксированного в формалине, — $1,0103 \pm 0,0027$, а соответственная величина в случае фиксации в жидкости Орта — $1,0069 \pm 0,0031$ (Фронтера — Frontera, 1958).

§ 3. ПОВЕРХНОСТЬ МОЗГА

Одним из наиболее распространенных параметров цитоархитектонических формаций мозга является величина их поверхности. Измерение поверхности таких сложных по конфигурации

образований, как кора больших полушарий, кора мозжечка, подкорковые узлы, ствольные ядра и т. п., представляется достаточно сложной задачей.

Первоначально для измерения поверхности мозга пользовались методом покрытия мозга фольгой известной растяжимости, площадь которой затем измерялась обычным способом. Этот метод дает представление только о свободной поверхности мозга, и показания зависят от консистенции мозга и способа накладки фольги (Вагнер, 1862, 1864; Янсен, 1875; Хеннеберг, 1910—1911; Бродманн — Brodmann, 1909). Метод не получил большого распространения.

В последнее время предложен оригинальный способ измерения поверхности мозга при помощи проекционных обводков (М. М. Сауляк-Савицкая, 1961). Применяя прибор, состоящий из трех взаимно-перпендикулярных линеек, последовательно наносят на миллиметровую бумагу периметры обводков мозга, отстоящие друг от друга на расстоянии 2—3 мм, и измеряют площадь планиметром. Поверхность коры в глубине борозд измеряют по отсепарованным и расправленным участкам мягкой мозговой оболочки. Метод точен, однако весьма трудоемок и пригоден, по-видимому, только для мозга эмбриона со слабо развитым рельефом. В более поздних возрастах измерение складок мягкой мозговой оболочки представляется очень сложной задачей и дает большие ошибки. Метод полезен, так как дает возможность измерять поверхность мозга до его заливки и разложения на срезы. В настоящее время наиболее широко используют способ измерения периметра непрерывной серии микроскопических срезов с последующим вычислением площади по формуле:

$$Z = \frac{\sum P \cdot m}{D} \cdot \alpha, \quad (6)$$

где Z — размеры поверхности;
 $\sum P$ — сумма периметров измеренных срезов;
 m — число, указывающее, какой по счету срез использован для измерений;
 D — линейное увеличение;
 α — толщина среза (Крейцфукс — Kreizfuchs, 1902; Антон — Anton, 1903; Трамер, 1914; Е. П. Кононова, 1949; Лютгемайер — Lütgemeier, 1962).

Срезы через все полушарие мозга, предназначенные для измерения, закладывают в проекционный аппарат и их контуры зарисовывают на отдельных листах бумаги. Обычно зарисовку производят при увеличении 1:5, 1:25, а иногда и 1:100 (Фогт — Vogt, 1903, 1926). Затем курвиметром измеряют периметр срезов. Эти же проекции используют для отметки границ между корковыми полями, которые устанавливают под микро-

Система Рашкина
 для измерения
 площади коры
 головного мозга
 В каждом
 по счету срез
 чаще их берут
 следованиях
 каждый срез.
 Обычно при
 тонических корковых
 ной 20 мк. Толщина

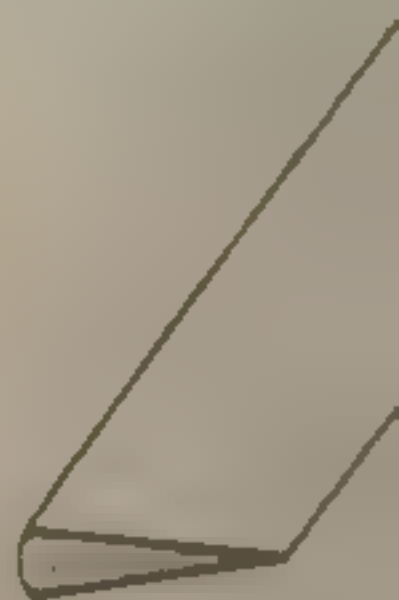


Рис. 2. Дефект
 микрометра
 Стрелками показаны

нимают за 25 мк и величина
 $40 \times 25 \text{ мк} = 1000 \text{ мк} = 1 \text{ мм}$
 тяжести целесообразно
 5-го или даже 3-го среза
 Следует обратить особ
 мерении величины поверх
 щий, которые зависят: 1)
 включения в парафин или
 при резке на микротоме;
 стали рассекает кору не
 гически.
 Так же, как и объем, в
 дов мозга при извлече
 ниях разлнчным обра
 Рере — Röhrs, 1955).
 На результаты изме
 ает не только процесс об
 срезов (рис. 2). Краус
 до значную деформацию
 от типа среза при серий
 ложна

скопом. Результаты измерения периметра всего среза или отдельных корковых полей подставляют в формулу 6. Полученная площадь уменьшается соответственно проекционному увеличению при зарисовке.

В каждом отдельном случае приходится определять, какие по счету срезы необходимо измерять. Естественно, что чем чаще их берут, тем точнее результат. Однако при обширных исследованиях коры мозга человека нецелесообразно исследовать каждый срез.

Обычно при вычислении размера поверхности цитоархитектонических корковых полей измеряют каждый 40-й срез толщиной 20 мк. Толщину этого среза, учитывая сморщивание, при-

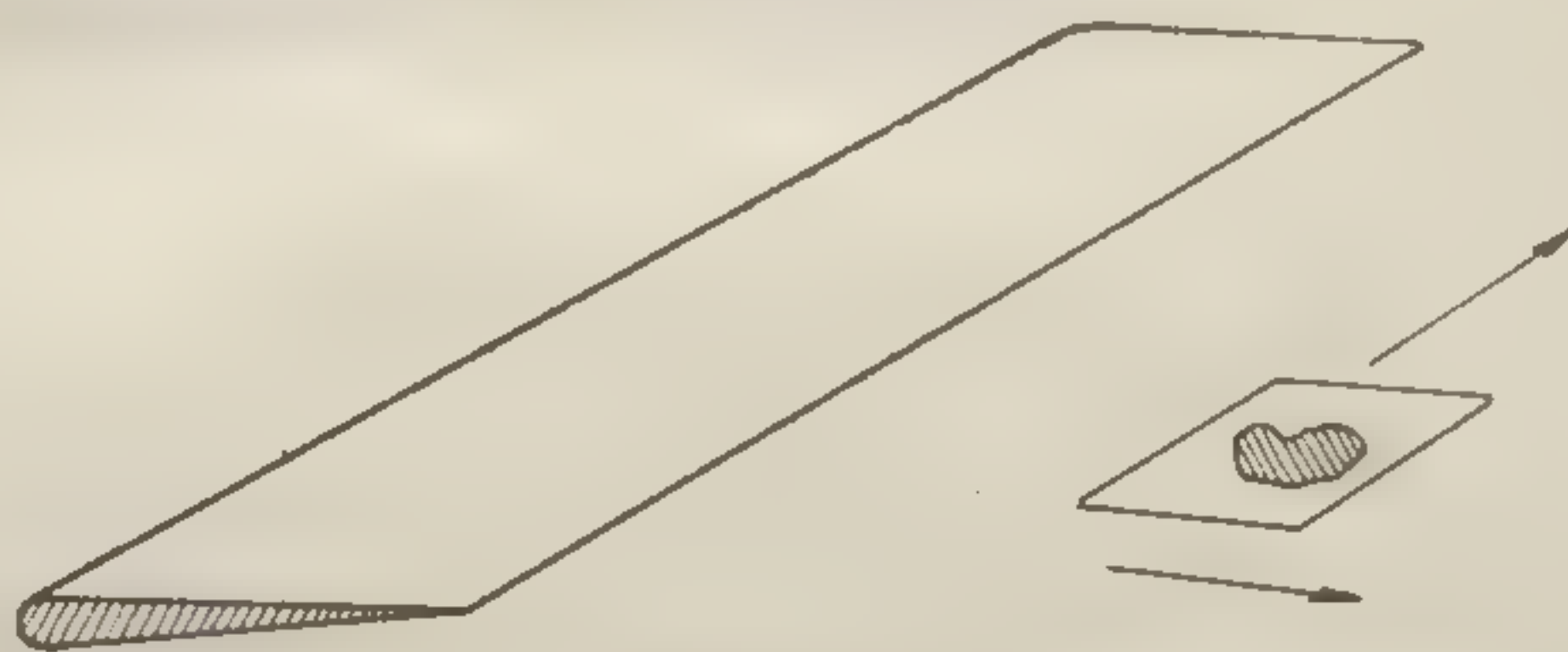


Рис. 2. Деформация при изготовлении среза на микротоме (И. И. Глезер, 1963).

Стрелками показано направление деформирующих сил.

нимают за 25 мк и величину $m \cdot a$ в формуле 6 полагают равной $40 \times 25 \text{ мк} = 1000 \text{ мк} = 1 \text{ мм}$. При измерении структур малой протяженности целесообразно использовать измерения каждого 5-го или даже 3-го среза (Е. П. Кононова, 1949).

Следует обратить особое внимание на погрешности при измерении величины поверхности цитоархитектонических формаций, которые зависят: 1) от сморщивания объектов при их заключении в парафин или целлоидин; 2) от деформации срезов при резке на микротоме; 3) от того, что микротомный нож местами рассекает кору не перпендикулярно к поверхности, а тангенциально.

Так же, как и объем, размеры поверхности различных отделов мозга при изготовлении микроскопических срезов изменяются различным образом (Краус, Даусон и Вейль, 1928; Перс — Röhrs, 1955).

На результаты измерения величины поверхности мозга влияет не только процесс обработки материала, но и приготовление срезов (рис. 2). Краус (1961) провел специальное исследование по влиянию деформации на длину, ширину и площадь парафинового среза при серийной резке на микротоме в зависимости от типа ножа и его наклона по отношению к блоку. Автор предложил следующие критерии для измерения деформации:

1) уменьшение длины среза (за длину принимается наибольшее расстояние между краями среза по ходу ножа); 2) увеличение ширины среза (расстояние, перпендикулярное направлению ножа); 3) изменение площади среза. Длина среза уменьшается от 4—10% (нож с), от 4 до 15% (нож в) и от 10 до 20% (нож d). Ширина среза увеличивается от 3 до 15% (нож с), 0% (нож в), от 0 до 12% (нож d). Площадь среза уменьшается при резке от 6—24% (нож с), от 6—8% (нож в) и от 10—28% (нож d).

Значительно меньшие поправки дает Стефан (1961), который так же, как и Краус, пользовался заливкой в парафин. Ви-

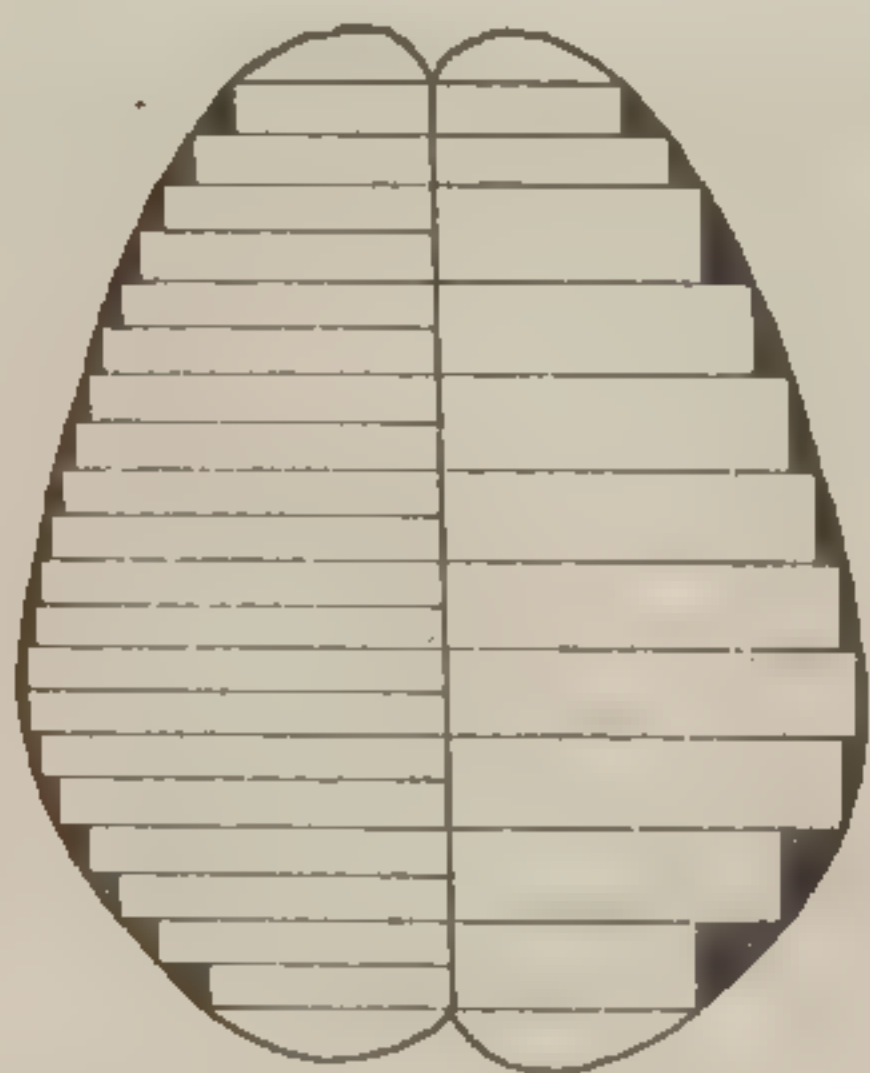


Рис. 3. Ошибка при вычислении поверхности мозга по непрерывной серии срезов (Глезер, 1963).

Схематически изображено полушарие головного мозга, разложенное на серию срезов. Размер заштрихованного участка, выпадающего при вычислении поверхности, зависит от ее кривизны.

димом, расхождение между авторами зависит от объекта исследования. Краус изучал большой мозг человека, а Стефан свои поправки ввел на основании исследования мозга мелких животных. Надо полагать, что чем больше площадь среза, тем больше его деформация. Чаше форма фронтального среза через полушарие мозга мелких животных имеет вид эллипса. Расчеты таких эллипсов показывают, что при уменьшении малой оси эллипса на 0,7—2,4% периметр эллипса уменьшается на 0,5%, а его площадь — на 3,5% (Стефан, 1961). Следовательно, при резке на микротоме сморщивание срезов ведет к уменьшению поверхности мозга на 0,5%, а его объема — на 3,5% (см. формулы 1 и 6).

При заливке в парафин объем мозга уменьшается в среднем на 37—40%, а после деформации при резке на микротоме уменьшение объема достигает 40,5—43,5%. При этом поверхность

мозга (S) уменьшается на 30,5%, так как она равна объему в степени $\frac{2}{3}$, т. е. $S = V^{\frac{2}{3}}$ (Стефан, 1961). Прибавляя ошибку на

сморщивание среза при резке, получаем общее уменьшение поверхности, равное 31%. Если же площадь срезов уменьшается на 14%, объем мозга уменьшается на 51—54%, а его поверхность — на 36,8—39,8% (по данным Крауса, 1961).

Помимо упомянутых двух источников уменьшения поверхности мозга, существует третья ошибка, зависящая от кривизны поверхности мозга (рис. 3). Очевидно, что при суммации периметров срезов происходит значительная потеря поверхности. Фактически мы измеряем не поверхность овоида или эллипсоида вращения, а поверхность ряда поставленных друг на друга

цилиндров. Из рис. 3 ясно, что в тех местах, где кривизна поверхности мозга наименьшая, эта ошибка почти сходит на нет. Но у полюсов мозга она резко возрастает. При измерении гирэнцефального мозга эта ошибка особенно дает себя знать, ввиду сложности рельефа его поверхности.

Этот источник ошибок заметил Трамер (1914, 1916), который предложил вносить поправку путем уменьшения расстояния между срезами, т. е. резко увеличивая число измеряемых в серии срезов. Однако Н. С. Попов (1929) показал, что при этом ошибка, зависящая от кривизны, не исчезает. Все же, чем больше срезов из серии измеряется, тем большее приближение к действительной величине, но при этом возрастает трудоемкость исследования.

Поэтому были предложены специальные методы для внесения поправок на кривизну поверхности мозга. Краус, Даусон и Вейль (1928) полагали, что чем больше разница между периметрами соседних срезов, тем больше должна быть поправка. Бок (Bok, 1939) предложил метод расчета этой поправки, а Стефан (1961) усовершенствовал его для неправильных контуров мозга. Стефан

исходил из степени расхождения (DM) между контурами и площадями соседних срезов для вычисления кривой поверхности, заключенной между плоскостями соседних срезов (рис. 4). DM , по Стефану, равна частному от деления суммы площадей соседних срезов на сумму их периметров.

Поверхность мозга, заключенная между двумя соседними срезами, вычисляется по следующей формуле:

$$F_s = \frac{P_1 + P_2}{2} \cdot \sqrt{H^2 + (DM)^2}, \quad (7)$$

где P_1 и P_2 — периметры срезов;

H — расстояние между срезами;

DM — степень расхождения между срезами. Вывод этой формулы основан на свойствах прямоугольных треугольников и формуле боковой поверхности усеченного конуса. Действительно, l^2 (образующая) $= DM^2 + H^2$. Боковая поверхность

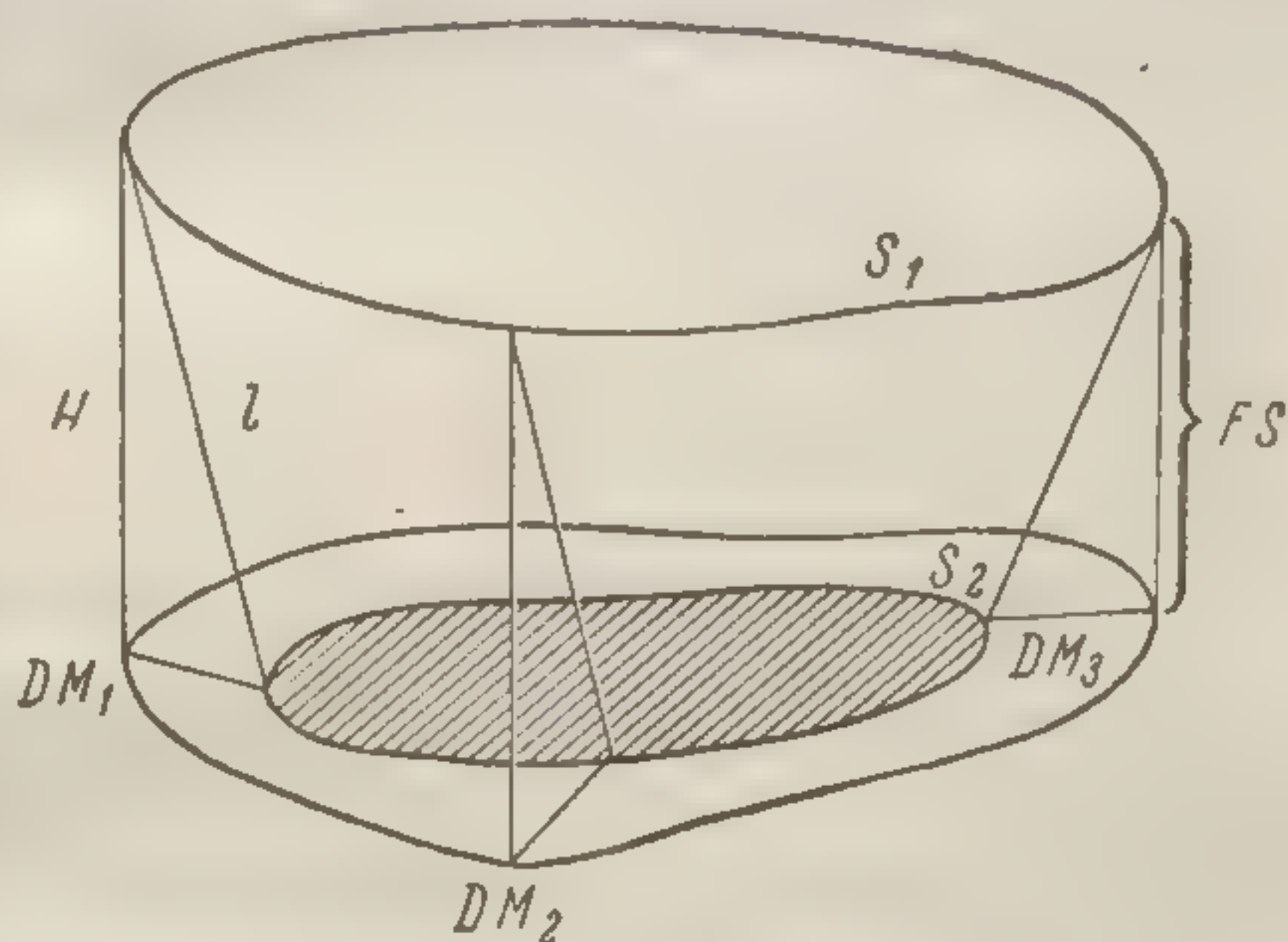


Рис. 4. Схема вычисления поверхности, заключенной между двумя соседними срезами (Глезер, 1963).

S_1 — срез № 1; S_2 — срез № 2 (затушеван); FS — поверхность мозга, заключенная между срезами. DM_1 , DM_2 , DM_3 — степень расхождения между срезами. l — образующая усеченного конуса; H — расстояние между соседними срезами.

усеченного конуса (M) равна $l \cdot \frac{(P_1 + P_2)}{2}$. Следует отметить трудоемкость данного метода, требующего громоздких вычислений для каждой пары соседних срезов.

Естественно, что величина этой поправки весьма сильно колеблется не только от мозга к мозгу, но и от области к области. Еще И. Д. Сапир (1929) показал, что для отдельных участков коры эта поправка может достигать 39%. По Стефану, поправка колеблется от 4 до 33%, в среднем составляя для лисэнцефалов 10,8—14,5%, а для гирэнцефалов — 15,8% (см. табл. 4).

Таким образом, суммируя три поправки на сморщивание, деформацию и отклонение от нормали, получаем, что для определения величины поверхности мозга до фиксации необходимо величину поверхности, полученную путем измерения периметра непрерывной серии микроскопических срезов мозга мелких животных, увеличить на 41,8—46,8% и мозга человека — на 50,1—53,1% (см. табл. 5).

§ 4. ЛИНЕЙНЫЕ РАЗМЕРЫ МОЗГА

В литературе довольно подробно описаны методы измерения различных частей мозга и его размеров. Приводим некоторые наиболее важные линейные параметры и способы их измерения (Мартин — Martin, 1914; Экономо, 1929).

А. Длина мозга — наибольшее расстояние между затылочным и лобным полюсами. Ножки циркуля накладывают на наиболее выступающие точки лобной и затылочной долей.

Б. Ширина мозга — наибольшее расстояние между височно-теменными отделами правого и левого полушарий. Обычно находится несколько ниже теменных бугров. Поиск наибольшего расстояния по шкале циркуля следует проводить, скользя им по выпуклой поверхности полушарий, начиная с затылочной части мозга. Размеры определяют малым толстотным циркулем.

В. Высота мозга — расстояние по вертикали между наиболее высокой точкой на медиальном крае боковой поверхности мозга и наиболее низкой точкой височной доли. Измерение проводят после укрепления мозга на стеклянной пластинке высотным циркулем Лушана, либо краниофором Моллисона.

Г. Орбитальная ширина — наибольшая ширина орбитальной поверхности мозга. Расстояние между медиальным краем полушария и передней горизонтальной ветвью силвиевой борозды. Для измерения пользуются скользящим циркулем.

Кроме перечисленных основных размеров, исследуют размеры (длина, высота, ширина) долей мозга. Однако границы и опорные точки для промеров долей и извилин очень трудно унифицировать ввиду большой variability рельефа мозга. Для

суммарной характеристики размера полушария иногда прибегают к измерению длины полушария по медиальному краю плаща. Размер определяют металлической лентой, которую накладывают по медиальному краю, через точку начала обонятельного тракта, затем по глазничной поверхности до лобного полюса, далее до верхнего конца роландовой борозды и затем через затылочный полюс к височному полюсу.

В некоторых случаях приходится измерять отдельные части рельефа коры головного мозга. Для измерения борозд обычно используют суровую мало растяжимую нитку, которую укладывают по ходу борозды. Нитку затем измеряют обычной металлической линейкой. При всех процедурах измерения линейных параметров мозга следует очень осторожно обращаться с препаратами, так как наложение металлических линеек, лент и т. п. ведет к разрушению поверхности мозга. Кроме того, не следует длительно оставлять препарат мозга на воздухе и давать ему высыхать, что может привести к потере материала и появлению артефактов при последующем микроскопическом исследовании.

§ 5. ТОЛЩИНА СРЕЗОВ И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ОПРЕДЕЛЕНИЙ

Методика измерения микроскопических объектов еще очень несовершенна, и результаты этих измерений следует оценивать лишь как первое приближение к истине.

При различных количественных определениях морфологической структуры мозга по микроскопическим препаратам значение приобретает толщина срезов, которая с большим трудом поддается непосредственному измерению.

В настоящее время только очень тонкие срезы (менее микрона) поддаются довольно точному измерению при помощи интерференционного микроскопа (Петер, Гатир — Peter, Gatir, 1958).

Показано, что в отраженном свете электронно-микроскопические срезы имеют следующий цвет при соответствующей толщине: серый — 60 Å, серебристый — 60—90 Å, золотистый — 150 Å, пурпурный — 150—190 Å, голубой — 190—240 Å, зеленый — 240—280 Å, желтый — 280—320 Å.

Специальные исследования Маренго (Marengo, 1944) показали, что срезы толщиной в 3, 5 и 10 мк, вторично залитые и порезанные под прямым углом к первоначальной плоскости резания, имели среднюю толщину 3,31; 5,25; 10,82 мк соответственно. Таким образом, ошибка составляла 5—10% от первоначальной подачи микротомом. Для определения относительной толщины среза Шостранд (Sjöstrand, 1934) предложил подсчитывать число интракапиллярных эритроцитов в паренхиме пе-

чени ■ данном участке среза и вычислять их количество на единицу объема ткани. Учитывая довольно равномерное распределение капилляров в печени и малый разброс колебаний диаметра эритроцита, можно определить с большой точностью разницу в толщине срезов. Источники ошибок метода — многообразные посмертные изменения (распад эритроцитов), сжатие ткани при фиксации и заливке, подсчет одних и тех же эритроцитов на соседних срезах, растяжение парафиновых срезов на микротоме, разница между толщиной на различных участках одного и того же среза и изменчивость содержания эритроцитов в разных участках одного и того же органа. Однако, как полагает Шостранд, если иметь в виду перечисленные источники ошибок, то их можно избежать или свести к величине, не влияющей на результат. Этот метод довольно широко применялся в исследованиях скандинавских гисто- и биохимиков (Энгстром и др. — Engström a. oth., 1958; Линдгрэн — Lindgren, 1937). Этот же метод был применен Графом (Graf, 1948) для оценки толщины срезов, сделанных на разных микротомов фирмы Leitz. Автор фиксировал кусочки печени в железистом формалине (Ferriformol) и заливал их в парафин. Кусочек ткани объемом 125 мм^3 резали на семи микротомов, установленных на 5 мк. Исследовали 16 соседних срезов, на каждом срезе в 25 полях зрения подсчитывали эритроциты. Величина поля зрения — $0,04 \text{ мм}^2$. Объем паренхимы, в которой подсчитывали число эритроцитов, — $0,08 \text{ мм}^3$ ($0,04 \times 0,005 \times 16 \times 25 = 0,08 \text{ мм}^3$).

Автор показал, что толщина срезов, сделанных с той же самой подачей на разных микротомов, варьирует в широких пределах и статистически отличается для различных микротомов одной и той же конструкции.

Приведем количество эритроцитов, подсчитанных на 7 микротомов в объеме, который при установке микротомов на 5 мк должен был быть равен 1 мм^3 .

№ микротомов	Число эритроцитов и его ошибка
1	1 049 999 \pm 29 260
2	1 130 020 \pm 44 090
3	1 162 000 \pm 43 440
4	1 219 690 \pm 37 170
5	1 271 860 \pm 33 630
6	1 336 670 \pm 50 990
7	1 492 410 \pm 76 480

Очевидно, что разница при подсчете числа форменных элементов, зависящая от изменчивости толщины микротомных срезов, может достигать до 50% от минимального числа. Коэффициент изменчивости, зависящий от колебания толщины среза, высчитанный нами по данным Графа, оказался равным 10,9%.

Как полагает Граф, рассматриваемая здесь ошибка происходит вследствие неравномерной работы микротомного винта. Чтобы внести коррекцию, необходимо сопоставлять толщину залитого блока с количеством полученных из него срезов.

Глимштет и Хакансон (Glimstedt, Hakansson, 1951) посредством микрокатора (механический прибор) измеряли толщину микротомного парафинового среза почки с точностью до 0,1 мк. Оказалось, что разница между самыми тонкими и толстыми участками одного и того же среза колебалась в размере, равном 54% от толщины, установленной на микротоме; все же в 30% измеренных участков толщина соответствовала установленным на микротоме 5 мк.

Ланге (Lange, 1954) в обзоре по методам измерения толщины срезов приводит несколько способов, важнейшие из которых следующие:

Определение при помощи микрометрического винта микроскопа. Фокусируют высшую и низшую точку объекта и отсчитывают расстояние по шкале на микрометрическом винте. Глубина резкости равна:

$$T = \frac{4n\alpha}{A^2} H_\alpha + h \frac{E}{A} \omega, \quad (8)$$

где E — фокальное расстояние;

A — числовая апертура объектива;

α — длина волны;

n — индекс рефракции заливки среды. Эмпирически найдено, что константа $H_\alpha = 1/8$, $\omega = 0,001136$.

Точность фокусировки = $\frac{T}{5}$ (найденно эмпирически). При идеальных условиях ошибка фокусировки равна $m = \pm 0,025$ мк или $\pm 0,6\%$ от толщины среза.

На биологических объектах эта ошибка значительно больше. Эмпирически найдено, что ошибка для срезов толщиной 5 мк равна 13% (а минимальная ошибка — 10%). Точность для более толстых объектов возрастает.

Для выпуклых объектов предложен способ измерения тени после напыления препарата каким-либо металлом в вакууме. По длине тела и по углу напыления легко вычислить истинную высоту объекта. Этот метод применяется главным образом в электронной микроскопии.

Трефф (Treff, 1963) исследовал толщину парафиновых срезов при установке микротоме на 10, 20, 30 и 40 мк с помощью светового, а также интерференционного микроскопа. Под обычным световым микроскопом при объективе 90 (масляная иммерсия) он определял высшую и низшую точку среза и отсчитывал расстояние по нониусу микрометрического винта. В среднем при установке микротоме на 10 мк он получил толщину среза

равной 8,7 мк, вместо 20—18,1 мк, вместо 30—21,9 мк и вместо 40—32,2 мк. Определенная с помощью интерференционного микроскопа толщина среза при установке микротоме на 10 мк оказалась равной 8,9 мк, при установке на 20—17,8 мк, на 30—23,4 мк и на 40—35,3 мк. После извлечения парафина толщина среза в ксилоле уменьшалась на 5%, через час пребывания в ксилоле—на 6%, через 2 ч—на 8,5%, через 24 ч—на 18% и через 48 ч—на 22%. Таким образом, после депарафинирования срезы во избежание чрезмерного их сморщивания не рекомендуется сохранять в ксилоле больше одного часа.

§ 6. НЕЙРОНЫ. РАЗМЕРЫ

Подсчет и измерение корковых клеток наталкиваются на большие методические трудности, связанные с чрезвычайным обилием клеток, вариабильностью их расположения, формы и типа.

Ввиду определенной поляризации подавляющего большинства корковых нейронов с их ориентацией на краевой слой коры, куда приходят почти все верхушечные дендриты пирамидных клеток, наблюдается своеобразное распределение клеток на колонки, существование которых обусловлено также наличием системы пучков радиальных (т. е. перпендикулярных поверхности извилины) волокон. Кроме этого, каждый из корковых слоев характеризуется определенным размером клеток и густотой их расположения. Радиальная и слоистая структура коры является определяющим признаком ее цитоархитектоники. Однако именно эти признаки изменяются в зависимости от рельефа поверхности и особенно в зависимости от расположения в глубине борозд или на свободной поверхности извилины. Для стандартизации места измерения и исключения влияния криволинейности поверхности было предложено подсчитывать клетки и проводить их измерения только на стенке борозды, где нет искривления (Бок, 1929; Бруммелькамп и Веен — Brummelkamp, Veen, 1940; Броуди — Brody, 1955). Это кажется логичным, так как у человека 60—70% поверхности коры расположено в глубине борозд.

Однако нам представляется более целесообразным не предпринимать, в каком месте извилины следует производить измерение и подсчет клеток, сохранив требования, которые предъявил Бок, т. е. производить измерения на тех участках, где нет сильного искривления поверхности извилины, на которых колонки клеток расположены параллельно друг другу и все слои хорошо выражены. Поэтому не следует производить измерения на дне борозд и переходе от свободной поверхности к стенке борозды. Мы полагаем, что для передних областей мозга (лобная об-

ласть) измерения следует производить на свободной, слабо искривленной поверхности извилины, избегая остроконечных извилин. Для задних областей мозга (*Regio occipitalis*, *Regio temporalis* и т. п.) большинство измерений следует проводить согласно требованиям Бока. Во всяком случае нужно иметь в виду обе указанные возможности. Использовать серии непрерывных срезов через весь мозг нужно с большой осмотрительностью, поскольку направление плоскости среза относительно длинной оси извилины может быть весьма различным в разных областях на одном и том же срезе. Поэтому большинство исследователей предпочитают проводить измерения на кусочках мозга, при взятии которых разрезы производятся перпендикулярно к длинной оси извилины.

Специального обсуждения требует вопрос о выборе опорных точек для измерения и объекта для измерения. Бок полагает, что следует измерять не тело клетки, а лишь ее ядро, которое обладает четкой мембраной и, следовательно, легко может быть измерено. Это требование обусловлено нечеткими границами клетки, ее неправильной формой, а также возможностью вычислить размер перикариона по величине ядра по формуле, предложенной Боксом (1934):

$$C = N^{\frac{3}{2}}, \quad (9)$$

где C — объем клетки;

N — объем ядра.

Однако нужно иметь в виду, что ядерно-плазменное отношение в коре может меняться от слоя к слою. Именно поэтому авторы, измерявшие ядра клеток, не нашли реальной разницы между слоями коры (Бок, 1936; Bonin, 1939). При рассмотрении архитектурных препаратов разница между корковыми полями по величине клеток бросается в глаза. Очевидно, более правильно измерять тела клеток, а не их ядра, потому что по своей величине ядра различных слоев более сходны между собой, чем клетки.

Общераспространенными методами измерения клетки являются окуляр — микрометрический метод и метод, обозначаемый нами как «проекционный». Измеряют два взаимно-перпендикулярных диаметра. Проекционное измерение производится после зарисовки клетки или ее ядра на листе бумаги, на которую отброшено изображение при помощи призмы (Бок, 1934) или зеркала (И. И. Глезер, 1955). В этих случаях измерение производится при помощи миллиметровой линейки или штангенциркуля.

Во всех случаях следует тщательно проверять линейное увеличение объекта.

Для определения объема клетки по ее линейным размерам Харревелд и Шадэ (Harreveld, Shade, 1962) предложили формулу:

$$V = 10,4 \frac{ab \cdot \sqrt{ab}}{6\pi}, \quad (10)$$

где V — объем клетки;

a — наибольшая ось перикариона, проведенная через ядрышко;

b — наименьшая ось перикариона, проведенная через ядрышко.

Томаш и Эбнессайяде (Tomasch, Ebnessajjade, 1961) объем клетки определяли по формуле:

$$V = \frac{\pi ab^2}{6}, \quad (11)$$

где a и b — два взаимно-перпендикулярных диаметра клетки.

Для измерения пирамидных клеток одним из нас (И. И. Глезер, 1956—1959) разработана следующая методика. Измеряют длиннотный (Д) и широтный (Ш) диаметр клетки. За Д клетки принимается высота треугольного сечения пирамидной клетки, а за Ш — размер основания этого сечения. Возникает вопрос, как определить точки, ограничивающие выбранные размеры. Найти точки для измерения ширины клетки не представляет трудности, так как у пирамидной клетки выделяются углы у основания ее треугольного сечения, а при округлом теле клетки всегда можно выбрать наибольший широтный диаметр по выстоящим в стороны выпуклым краям клетки. Труднее найти длину клетки. Нижнюю точку для промера легко выбрать, кверху же тело клетки постепенно переходит в толстый верхушечный дендрит, в который проникают зерна нисслевской субстанции, что затрудняет определение границы дендрита и клетки. Мы воспользовались следующим критерием: тело клетки переходит в верхушечный дендрит наиболее часто двояким образом. В первом случае линии, ограничивающие дендрит, идут параллельно сразу после перехода от тела клетки в дендрит (рис. 5, А). При этом верхняя точка находится на середине линии, соединяющей противоположные границы перикариона. Иными словами, граница между дендритом и телом клетки проходит очень резко. В другом случае тело клетки постепенно переходит во все более утончающийся дендрит. При этом для верхней границы тела клетки находим две симметричные точки перегиба P_1 , P_2 (см. рис. 5, Б), которые соединяем плавной линией, продолжаящей контуры тела клетки. Порядок работы при измерениях следующий. Посредством микропроектора производят обводы контуров клеток тонко отточенным карандашом на стандартных листах белой бумаги при увеличении в 600 раз. Зари-



Рис. 5. Опорные точки
А — резкая граница между телом клетки и дендритом
Б — постепенный переход

Первая группа ошибок связана с тем, что при измерении величины радиуса (а) и диаметра (d) клеток можно допустить ошибку в +33% для поперечного сечения. Вторая группа ошибок связана с тем, что при измерении радиуса (а) и диаметра (d) клеток можно допустить ошибку в +33% для поперечного сечения. Если принять тело клетки за цилиндр, то для вычисления истинного радиуса (а) и диаметра (d) необходимо использовать формулу: $V = \frac{\pi a^2 b}{6}$, где V — объем клетки, a — радиус, b — высота.

совки ведут обычно в специально оборудованной затемненной комнате. Затем длиннотный и широтный диаметры клеток измеряют при помощи штангенциркуля. Результаты этих измерений заносятся рядом с контурами клетки. Этот своеобразный бланк, отдельный для каждого слоя или подслоя, затем обрабатывается при помощи методов математической статистики.

Ошибки при измерении микроскопических объектов имеют по крайней мере два источника: 1) изменение ткани при различных процедурах (фиксация, дегидратация, заливка, резка); 2) собственные ошибки измерения.

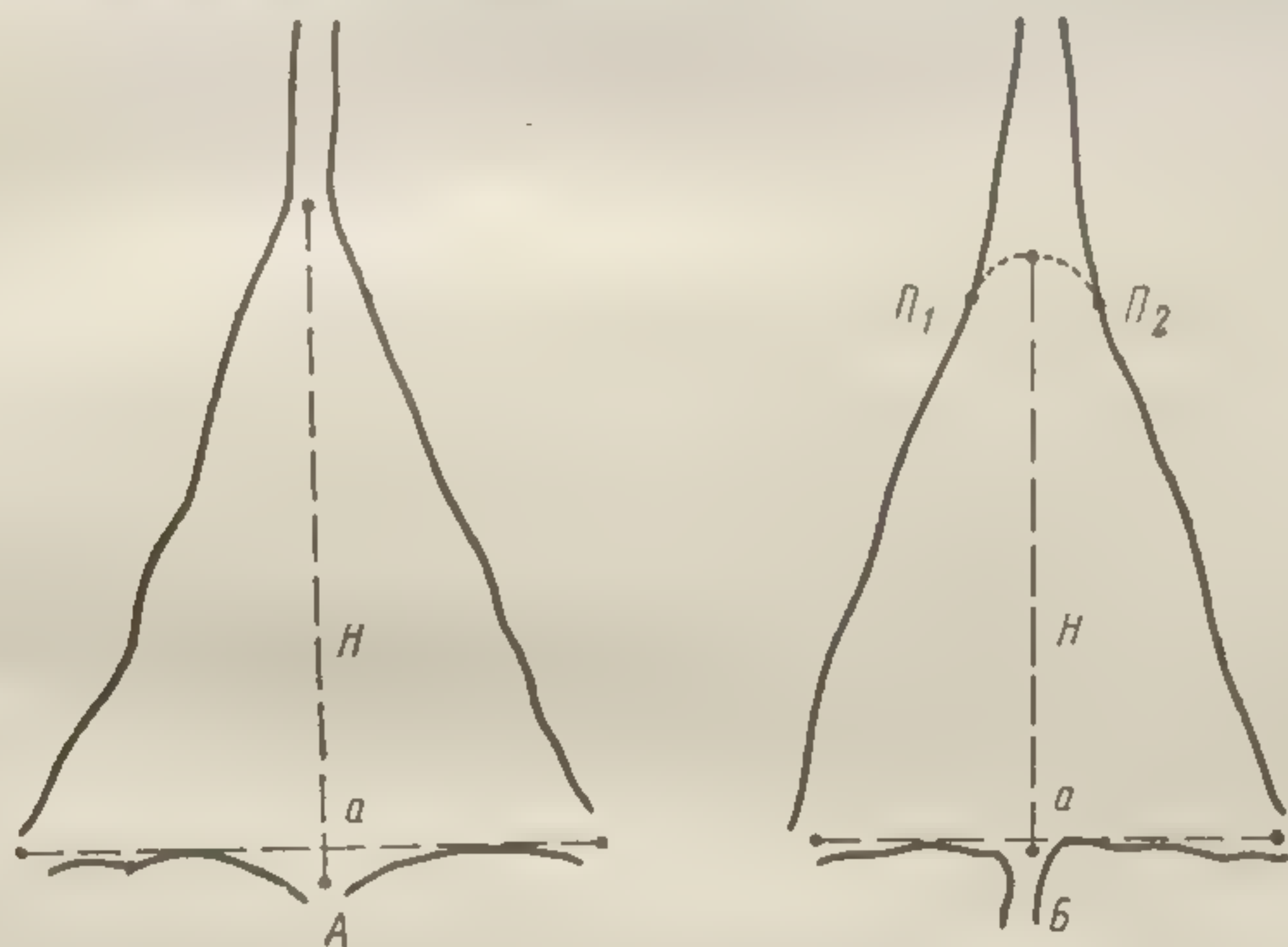


Рис. 5. Опорные точки для измерения пирамидной клетки (Глезер, 1959).

А — резкая граница между телом и верхушечным дендритом;
Б — постепенный переход тела клетки в дендрит; a — ширина,
 H — высота клетки.

Первая группа ошибок рассмотрена выше при описании методики измерения величины поверхности мозга по микроскопическим срезам. Можно думать, что поправка в +45% для объема и +33% для поверхности приложима к микроскопическим объектам.

Вторая группа ошибок нуждается в специальном рассмотрении.

Одной из самых опасных ошибок является измерение фрагментов клеток вместо наибольшего сечения целой клетки.

Если принять тело клетки за сферу или овоид, то, исходя из толщины среза (a) и измеренного диаметра клетки (R), можно найти истинный диаметр клетки (r).

Для вычисления истинного диаметра А. Е. Шолпо (1957) предложил следующую формулу:

$$\frac{\pi r^2}{2} + ar = R(2r + a). \quad (12)$$

Разделив толщину среза (a) на измеренный диаметр клетки на срезе (R), находим по таблице величину C и соответствующую ей поправку B . Умножив B на измеренный диаметр, получаем искомый истинный диаметр (r) (табл. 6).

Таким образом, чем больше толщина среза, тем меньше ошибка измерения, однако при увеличении толщины среза возрастает другая ошибка, которая зависит уже от неточной наводки на резкость (Агдур — Agduhr, 1941). Поэтому необходимо для измерения выбирать клетки, в которых ядро с ядрышком находятся в плоскости среза (ошибка здесь тоже возможна, так как ядрышко не всегда находится в центре ядра).

Некоторые авторы советуют увеличивать размер, вычисленный по микроскопическому срезу на 6% (Аберкромби — Abercrombie, 1946). По нашему мнению, это ведет к чрезмерному упрощению и округлению результатов.

Современные достижения биогистохимии и электронной микроскопии позволяют углубить и расширить проблему количественных соотношений между элементами нейрона, распределения химических веществ в его отдельных структурах, отношения этих веществ к объему, массе и поверхности нейрона. Особое значение имеет проблема количественного анализа ультраструктурных деталей нейрона. По электронно-микроскопическим снимкам можно судить о молекулярных соотношениях внутриклеточных структур. Введение электронной микроскопии позволило критически подойти и к некоторым данным о количестве и распределении синаптических контактов в коре и подкорке. В работе Хофф (Hoff, 1932) на основании исследований с помощью светового микроскопа указывается, что на $12,8 \text{ мк}^2$ поверхности тела клетки приходится 1 синапс. Между тем, судя по электронно-микроскопическим исследованиям, синаптические контакты образуют сплошную муфту вокруг тела и дендритов клетки (Грей — Gray, 1959; Палей — Palay, 1955). Для исследования нервной ткани авторы используют электронные микроскопы с высокой разрешающей способностью. Кроме того, применяют дифференциальную центрифугацию гомогенатов (Рихтер, Хьюлинг — Richter, Hulling, 1950; Хиден — Hydén, 1960), методы количественной гистохимии (Касперссон — Caspersson, 1950; Хиден, 1943—1960, 1952; Лоури — Lowry, 1957). Современная техника позволяет исследовать химическое строение изолированной нервной клетки (Эдстром — Edström, 1954; Лоури, 1953; Хиден, 1960).

Следует указать на два главных источника ошибок при определении концентрации и массы веществ в нервной клетке: 1) оптическая негетомогенность ткани, возникающая из-за окраски. Эта негетомогенность ведет к значительным ошибкам при определении оптической плотности спектрофотометрическими

способами; 2) трудность определения абсолютной толщины среза (см. § 5).

Другими источниками ошибок является обычное сжатие или набухание, зависящее от типа фиксатора. Так, Хиден (1943), Братгард и др. (Brattgard a. oth., 1958) показали, что раствор Карнуа, наиболее часто применяющийся в гистохимии, дает объемное искажение до 80% для нервной ткани рыбы и до 60% для нервной ткани кролика. Еще более серьезной ошибкой является вымывание химических веществ при фиксации. Рентгеноструктурный анализ показал, что нервная ткань теряет 50% своего органического вещества при фиксации в жидкости Карнуа, заливке в парафин и последующем депарафинировании.

Ядро нервной клетки теряет более 80% своего органического материала (Братгард и Хиден — Brattgard, Hydén, 1951; Робинс и др. — Robins a. al., 1956). Для исправления этой ошибки используется лиофильная сушка препаратов.

§ 7. НЕЙРОНЫ. КОЛИЧЕСТВО И СУММАРНЫЙ ОБЪЕМ

Для подсчета клеток в ц. н. с. пользуются обычно окулярмикрометрической методикой (Хауг — Haug, 1953; Майер — Mayer, 1912; Хаммарберг — Hammarberg, 1895; Фокс и Барнард — Fox, Barnard, 1957, и др.); проекционной методикой (Бианки — Bianchi, 1942; Дорнфельд — Dornfeld, 1942; И. И. Глезер, 1955) или фотографической методикой (Экономо и Коскинас — Economo, Koskinas, 1925). Предложены также полуавтоматическая (Ризен — Ryzen, 1956) и автоматическая методики подсчета клеток (Косли и Янг — Causley, Young, 1955), гомогенатная (Нюрнбергер — Nürnberger, 1958; Геллер и Эллиот — Heller, Elliott, 1955) и химический метод (Куннингэм, Грифит и Люк — Cunnigham, Griffit, Luck, 1950).

Большая часть авторов пользовалась окулярмикрометрическим способом.

Мы при подсчете клеток в корковых полях предпочитали пользоваться проекционным способом, ввиду его меньшей трудоемкости (И. И. Глезер, 1956), а при подсчете ядер в мозговом стволе пользовались окулярмикрометрическим (С. М. Блинков, 1963). Обычно подсчитывают число клеток в единице объема (или площади) препарата. Определив общий объем того или иного образования и умножив его на удельное количество клеток, получают общее число клеток.

В некоторых случаях подсчитывают все клетки в том или ином образовании по формуле:

$$N = x \cdot y \cdot p, \quad (13)$$

где N — общее число клеток;

x — число срезов;

p — площадь среза;

y — количество клеток в каждом срезе (Дорнфельд, 1942).

Последний способ весьма трудоемок и применим только для сравнения небольших формаций ц. н. с. (отдельных ядер). Ошибки проекционного и окулярметрического способов подсчета количества клеток происходят: 1) вследствие фрагментации клеток микротомным ножом, которая приводит к тому, что одна и та же клетка просчитывается на двух или более смежных срезах (при этом количество фрагментированных клеток зависит от толщины микротомного среза), 2) вследствие трудности разграничения глии и нервных элементов, 3) вследствие вариативности густоты расположения клеток в разных участках, 4) вследствие недостаточно точных методов определения общего объема мозга и его частей (см. выше).

Ошибочно думать, что количество подсчитанных клеток прямо пропорционально толщине среза (см. табл. 7).

Фрагментация нервных клеток при резке на микротоме приводит к тому, что одна и та же клетка видна на двух или более срезах и при подсчете на одном срезе половинка или четверть клетки засчитывается наравне с целой клеткой. В этом заключается источник ошибки, величина которой зависит от толщины среза и размеров клетки. Именно поэтому количество клеток не пропорционально толщине среза. При подсчете клеток на 15-микронном срезе ошибка больше, чем при подсчете на 30-микронном срезе.

Эту погрешность исправляют путем подсчета только тех клеток, в которых на микроскопических срезах видно ядро с ядрышком (Бианки, 1942; Роуланд и Меттлер — Rowland, Mettler, 1949; И. И. Глезер, 1955; Бери и Норман — Berry, Norman, 1933) либо ядро (Хаммарберг, 1895).

Естественно, что чем крупнее клетки, тем больше ошибка вследствие фрагментации. Поэтому предложено уменьшить результаты измерения величины клеток диаметром около 12 мк на 33%, клеток диаметром от 6 до 12 мк — на 25% и клеток диаметром 6 мк — на 15–20% (Экономо и Коскинас, 1925). Агдуром (1941) предложена формула для исправления погрешности, основанная на учете толщины среза и величины клеток:

$$N = \frac{(2ma - d)n}{ma(m + 1)}, \quad (14)$$

где N — теоретическое количество клеток;

n — эмпирическое количество клеток;

m — число срезов, на которых присутствует клетка $\left(\frac{d}{a}\right)$;

a — толщина среза;

d — диаметр клетки.

Наиболее проста и безупречно обоснована формула поправки на толщину среза и диаметр ядра или ядрышка, предложенная

Аберкромби (1946). Он предложил подсчитывать число клеток на микротомном срезе по точке, находящейся в центре ядра. Эта точка не подвергается фрагментации при резке на микротоме и, следовательно, может находиться только на одном срезе и никогда не будет фигурировать на смежных срезах. Точку, находящуюся в центре ядра, мы видеть не можем, но число этих точек можно подсчитать по формуле:

$$P = A \cdot \frac{M}{d + M}, \quad (15)$$

где P — истинное число ядер;

A — количество ядер, видимых на микротомном срезе;

M — толщина среза;

d — диаметр ядра.

Формула 15 выведена на основании следующих соображений (рис. 6).

При рассмотрении под микроскопом мы увидим не только те клетки, центр которых расположен в толще микротомного среза, но и те, центр которых находится по обе стороны от микротомного среза на расстоянии радиуса ядра (или ядрышка).

Предполагая, что ядра расположены в мозговой ткани равномерно, находим, что $\frac{P}{A} = \frac{M}{m}$, где $m = M + d$, получаем

$$P = A \frac{M}{d + M}.$$

О зависимости поправки, высчитанной по формуле 15, от толщины среза и диаметра объекта дают представление следующие примеры: если подсчитано 100 ядер диаметром 20 мк на 5-микронном срезе, истинное количество их равно 20, а при подсчете на 20-микронном срезе истинное количество равно 50. При подсчете ядрышек диаметром 2 мк на 5-микронном срезе истинное количество равно 71,4, а при подсчете тех же ядрышек на 20-микронном срезе истинное количество равно 90,9.

На практике, учитывая трудности фокусировки при увеличении толщины, наиболее удобен подсчет клеток по их ядрышкам на срезах толщиной 20 мк.

Изменчивость густоты расположения клеток в разных участках формации учитывается путем подсчетов ряда соседних участков и статистической обработки материала (И. И. Глезер, 1955, 1956; Агдур, 1941; Роуланд и Меттлер, 1949; Хауг, 1956).

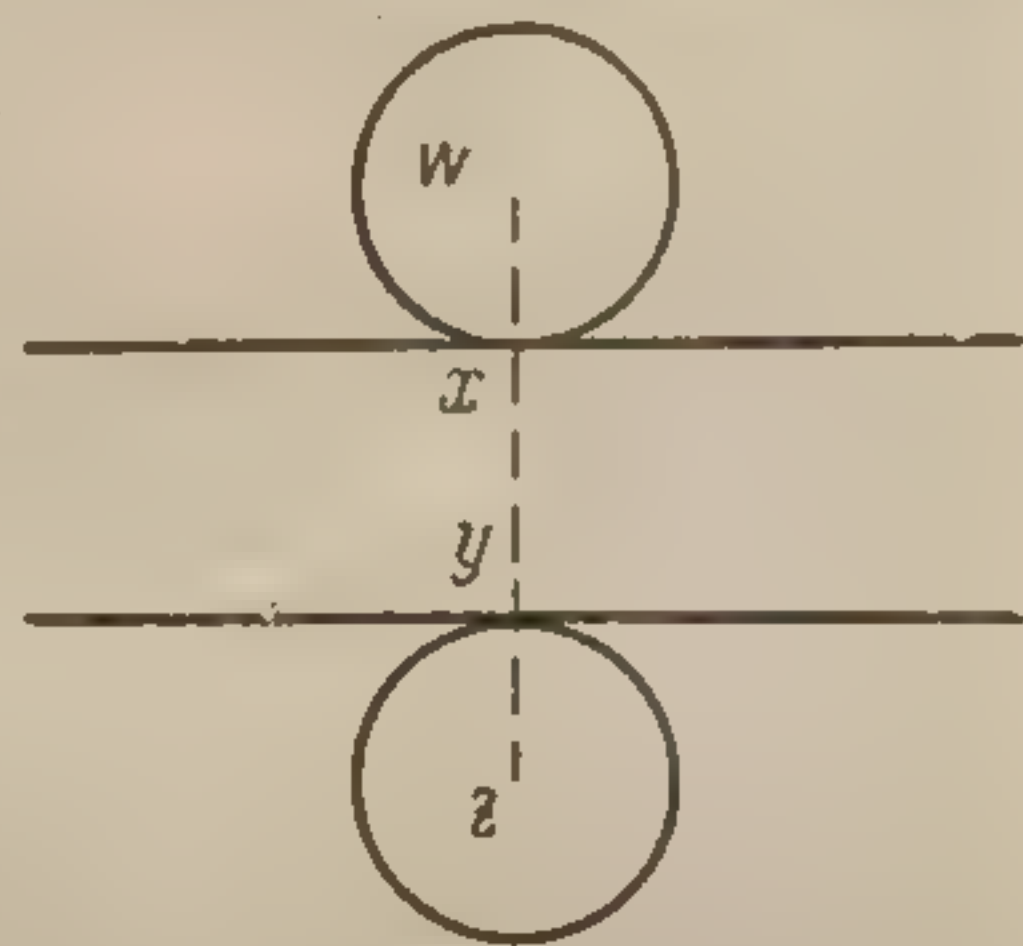


Рис. 6. Влияние толщины среза и диаметра ядра или ядрышка на ошибку при подсчете (Аберкромби, 1946).

Схематически изображен микротомный срез, видимый в профиль. Два ядра касаются поверхностей среза x и y . W , Z — центры ядер. Объяснение см. в тексте.

Для коры подсчет в каждом случае следует вести по крайней мере на 10—15 различных срезах, и на каждом срезе подсчитывать не меньше 25 участков, что соответствует минимальным значениям, необходимым для статистической обработки материала (В. И. Романовский, 1947). Подсчет числа клеток в стволовых ядрах проводят по всей длине ядра на каждом 10, 20, 40-м или на всех срезах, в зависимости от величины ядра.

Метод подсчета клеток на фотографиях применяли для подсчета, главным образом, корковых клеток (Хауг, 1958; Экономов и Коскинас, 1925). Используются обычно малые увеличения (1:100, 1:25). Клетки прокалываются и подсчитываются на определенной площади фотоотпечатка, а затем общее число клеток определяется по вышеприведенной формуле, исходя из удельного числа клеток в единице объема и общего объема исследуемого участка ц. н. с.

Недостатки этого метода подробно рассматривались в литературе (Агдур, 1941). Указывалось, что основной ошибкой является подсчет фрагментов клеток, поскольку на фотографии при малом увеличении нельзя выделить клетки с ядрами и ядрышками. Остается прежняя ошибка, зависящая от включения глиальных элементов и число ганглиозных; наконец, не последнее место занимает ошибка, связанная с недостатками самой фотографии, поскольку из-за малой глубины резкости невозможно сфотографировать и подсчитать все клетки, имеющиеся на срезе; кроме того, неизбежно наложение изображения двух или больше клеток друг на друга.

В некоторых случаях фотографическая методика может быть применена, но с обязательным микроскопическим контролем (Г. И. Поляков, 1961). Подсчет ведется на фотографии, но оператор рассматривает сфотографированный участок препарата в микроскоп при большом увеличении и поэтому может точно идентифицировать клетки.

Метод совпадений или интеграционный метод подсчета объема различных образований основан на принципе Гаусса, предложившего измерять трехмерные объекты по их плоскостным изображениям. Действительно, поверхность трехмерного объекта может быть представлена либо как сумма периметров срезов (см. § 3 данной главы), либо в виде совокупности точек, покрывающих данную поверхность, а его объем в виде суммы его объемов на микроскопических срезах. Согласно этому принципу, впервые примененному на практике А. А. Глаголевым (1933), объем объектов на микроскопическом срезе вычисляется следующим образом: на сетке окуляр-микрометра имеется некоторое количество точек или перекрестий. В каждом поле зрения подсчитывают соотношение между количеством точек, проецирующихся на объект, и количеством точек, проецирующихся между объектами или вне объекта. Очевидно, что

процентное содержание точек, проецирующихся на объект, пропорционально объему данного объекта на микроскопическом срезе. Отсюда легко вычислить процентное содержание объекта в мозговом веществе.

Зная поверхность, покрываемую сеткой окуляр-микрометра, и толщину среза, легко вычислить абсолютный объем объекта (Чокли — Chalkley, 1943; Хенниг — Hennig, 1963; Хауг, 1956). Этот метод получил особенно большое распространение благодаря новой дисциплине в биометрии — стереологии, задачей которой является исследование величины трехмерных биологических объектов по их плоскостным изображениям. Метод очень удобен для определения коэффициента Экономо (Grauzellkoeffizient). Показано, что точность метода возрастает при увеличении количества перекрестий в окуляр-микрометре. Необходимо также применять большое увеличение (масляная иммерсия) для точной наводки на резкость. Следует строго учитывать толщину срезов, если сопоставляются препараты мозга различных животных. Подсчет зависит от аккомодации глаза и, следовательно, от индивидуальных особенностей исследователя. Большое значение имеет и возраст (см. табл. 8). Чем старше исследователь, тем меньше ошибка, связанная с аккомодацией, так как в более пожилом возрасте склероз хрусталика ведет к более узким пределам аккомодации и, следовательно, к более узким пределам глубины резкости (Хауг, 1956). Поэтому с возрастом разница между объективной и субъективной фокальной глубиной резкости уменьшается (см. табл. 8). Объективная фокальная глубина или иначе глубина резкости — это та толщина препарата в миллиметрах, в пределах которой при данной оптической системе гарантировано резкое изображение.

Полуавтоматический метод подсчета основан на использовании спектромикрофотометра, позволяющего выражать число клеток через их оптическую плотность по формуле (16) (Ризен, 1956):

$$N \cdot \alpha = \lg \frac{I^0}{I}, \quad (16)$$

где $\lg \frac{I^0}{I}$ — средняя оптическая плотность;

α — коэффициент абсорбции света, зависящий от величины и числа клеток;

N — число клеток.

Градуировку аппарата производят на препарате с заранее просчитанными клетками в определенных его участках. Десять повторных подсчетов α -коэффициента почти сводят на нет расхождение между визуальным и полуавтоматическим подсчетом. Ошибка обычно не превышает 5%. Следует отметить, что показания микроспектрофотометра зависят от плотности окраски

клеток и от толщины среза. Поэтому для данного метода необходимо очень точное соблюдение серийности срезов, их одинаковой толщины и степени окраски. Следует также строго подбирать диаметр пучка света, попадающего на препарат, и контролировать начальную точку отсчета при помощи неокрашенного препарата.

Этот метод позволяет резко ускорить подсчет, однако неустранимой погрешностью метода является невозможность автоматически отбирать только нервные клетки (Ризен, 1954).

Сообщалось также о полностью автоматизированном способе подсчета клеток при помощи сочетания сканирующего устройства, электронно-счетной машины, телевизора и оптического микроскопа (Косли и Янг, 1955; Робертс, Янг и Косли — Roberts, Young, Causley, 1953; Хиден и Ларссон — Hyden, Larsson, 1957).

В Институте биологической физики АН СССР предложены электронные счетно-аналитические устройства, предназначенные для наблюдения микроскопических объектов, а именно сканирующие микроскопы, преобразующие оптическую информацию в электрический сигнал. Для подсчета микроскопических объектов разработаны два варианта алгоритма, которые реализованы в двух системах анализаторов. Автоматический счет был применен для анализа кровяных телец, подсчета бактериальных колоний и размеров раковых клеток (В. М. Борщев, Л. Б. Каминир, Г. Н. Орловский, М. Г. Ларионов, Л. Л. Литинская, Ф. З. Рохлин, В. Ю. Урбах, Г. М. Франк, 1961; Г. Р. Иваницкий и Г. Н. Орловский, 1963).

Для количественной оценки обменных процессов в нервной ткани применялись биохимические методы. Методика гомогенизации с последующим подсчетом ядер клеток заключается в следующем: ткань гомогенизируют в 5%-ной охлажденной лимонной кислоте и гомогенат доводят до 30—40 мл. Затем часть гомогената центрифугируют в течение 3 мин при скорости 40 g в центрифуге с охлаждением. К 1 мл центрифугата добавляют 0,5 мл полихромного метиленового синего. Порция этой жидкости помещается в гемоцитометр, и счет ядер производят так же, как при подсчете элементов крови. Этот метод дает абсолютное число клеток в 1 мм³ гомогената. Зная разведение гомогената, можно вычислить количество элементов в мозге. Метод довольно точен (Нюрнбергер, 1958; Геллер и Эллиот, 1955, 1954).

Другой метод подсчета основан на предположении, что количество ДНК в ядре нервной клетки является строго постоянной величиной. Определив опытным путем количество ДНК в том или ином объеме нервной ткани и разделив его на удельное количество ДНК в одном ядре, получают количество ядер (Куннингэм, Грифит и Люк, 1950).

§ 8. ГЛИАЛЬНЫЕ КЛЕТКИ И ГЛИАЛЬНЫЙ ИНДЕКС

Количество глиальных клеток определяют на цитоархитектонических препаратах, т. е. препаратах, окрашенных тионином, толуидином, крезил-виолетом или галлоцианином (Шредер — Schroeder, 1931, 1935; Криспин-Экнер — Kryspin-Exner, 1942; Ферреро — Ferrero, 1947; Фриде — Friede, 1954, 1963; Хокинс и Ольшевский — Hawkins, Olszewski, 1957; Хемпель, Трефф — Hempel, Treff, 1959; Шлоте — Schlote, 1959; Каммермейер — Cammermeyer, 1960, и др.).

При этой окраске отростки и волокна глиальных клеток не выявляются и, следовательно, нельзя избежать серьезных затруднений при дифференцировании глиальных и ганглиозных клеток, а также при опознавании различных типов глиальных клеток. Все же цитоархитектонические препараты наиболее пригодны для подсчета глиальных клеток, потому что на них хорошо видны все клетки — ганглиозные, глиальные и сосудистые, и, кроме того, на этих препаратах можно четко видеть границы цитоархитектонических формаций полей или ядер, в пределах которых производится количественное исследование. Насколько нам известно, лишь Девульф (Dewulf, 1937) пользовался избирательной окраской (импрегнацией микроглии) для определения количества микроглиоцитов в различных формациях головного мозга у макака.

Некоторые авторы полагают, что на цитоархитектонических препаратах (окрашенных по Нисслю) не все глиальные клетки опознаются и часть их классифицировать не удастся; другие авторы, как, например, Хокинс и Ольшевский (1957), находят, что окраска по Нисслю вообще не позволяет различать типы глиальных клеток.

Глиальные клетки отличаются от ганглиозных по своей форме и тем, что оболочка их ядер не образует складок. Мелкие ганглиозные клетки иногда нелегко отличить от астроцитов, поскольку у них хроматин в ядре расположен одинаково и подобно астроцитам имеется ободок цитоплазмы вокруг ядра. Однако в ганглиозных клетках в отличие от глиальных ядро располагается в цитоплазме большей частью эксцентрично, оболочка ядра толще и тело клетки окрашено в темно-фиолетовый цвет, между тем как у астроцитов тело клетки окрашено в светло-голубой цвет.

При опознавании типов глиальных клеток на препаратах мозга человека, окрашенных по Нисслю, руководствуются величиной и формой ядра и распределением в нем хроматина.

Каммермейер (1960) исследовал зависимость результата измерения олигодендроглиоцитов и площади ядер астроцитов в спинном мозгу у кошки от толщины среза, от химического состава фиксирующей жидкости, от уровня спинного мозга, от

плоскости среза и от размеров спинного мозга. Как и следовало ожидать, средний размер ядер, измеренных на толстых срезах, оказался больше, чем средний размер ядер, измеренных на тонких срезах, и эта разница у астроцитов, обладающих более крупным ядром, более отчетливо выражена, чем у олигодендроглиоцитов (табл. 9). При фиксации в 5%-ном формалине ядра мельче, чем при фиксации в 10 и 40%-ном формалине. Наиболее крупные размеры ядер получают при фиксации в жидкости Суза (табл. 9). Соотношение между количеством олигодендроглиоцитов и астроцитов находится в зависимости от толщины среза. Эта разница объясняется, с нашей точки зрения, тем, что астроцит в $\frac{1}{5}$ —2 раза крупнее олигодендроглиоцита, а ошибка при вычислении количества ядер находится в зависимости от их диаметра. По данным того же автора (Каммермейер), размеры астроцитов у разных животных находятся в зависимости от индивидуальных колебаний объема спинного мозга. В гипотонических фиксаторах ядра астроцитов приобретают не свойственную им в норме округлую или овальную форму. В заключение Каммермейер предъявил следующие требования к кариометрическим исследованиям в эксперименте: фиксация мозга в трупe, прижизненное введение гепарина в круг кровообращения во избежание свертывания крови, промывка сосудов первоначально изотоническим раствором того же осмотического давления, что и кровь, извлечение крови в течение возможно короткого срока после смерти, сохранение гидростатического давления, достаточного для прохождения жидкости через вены, последовательное введение фиксатора типа жидкости Суза, которая легко диффундирует и мгновенно воздействует на клетки, извлечение мозга из черепа только после окончания фиксации ткани. Кроме того, следует учесть, что размер и форма глиальных ядер изменяются в зависимости от цитоархитектонической формации, к которой она принадлежит, и от ряда факторов, рассмотренных в гл. I, § 5.

Размер глиального индекса, т. е. соотношение между количеством глиальных клеток и нейронов в одном и том же объеме мозгового вещества, не зависел бы от толщины срезов, если бы глиальные и ганглиозные клетки были одинаковой величины. Но так как глиальные клетки мельче ганглиозных, вычисленный индекс отклоняется от истинного и находится в прямой зависимости от толщины среза и величины подсчитываемых объектов (клеток, ядер или ядрышек, см. гл. I, § 5). При прочих равных условиях ошибка будет меньше, если подсчитывать не тела нейронов, а их ядрышки, т. е. считать на каждом срезе только те клетки, ядрышко которых находится ■ толще подсчитываемого среза. Нами (С. М. Блинков, 1963) было показано, что индекс нижней оливы, равный по Фриде (1953с) 3,1, после внесения

поправки на толщину среза
подсчитывать надо
Мы считаем, что
ошибка при подсчете
формы ядер
увеличивают ошибку
счете тех же ядер
200 ядер вместе
ошибку, но на них
друг на друга. Вследствие

Количество волокон
микроскопических срезов
правлению волокон.
намечают местоположение
либо все волокна. Либо
волокон на единицу
площадь, занятую поперечным
отброшенной под микроскопом
ределяют количество волокон
локна измеряют или на
фотографиях, или на
маге их прокалывают
котных волокон вместе
препараты импрегнируют
модификацией методики
дят в блоке, который
шиной 10 мк (Лассен
егнацией серебром
es, 1946). При фотографировании
онными объективами
ками, контрастным препаратом
затем изображение среза
которой каждое волокно
счета кислотных волокон
вой кислотой. Почти
пенный переход от белых

В исследованиях наших
товаров, К. А. Карапетян, к
марена и В. М. Пуцилло, к
ядер клеток и нейронов про
зах, а в коре — на парафине
ном или крезил-виолетом, е
под иммерсионным объективом
в том случае, когда срезы

поправки на толщину среза (5 мк) и методику подсчета (Фриде подсчитывал тела клеток) оказывается равным 10,3.

Мы считаем оптимальными срезы толщиной 20 мк, хотя ошибка при подсчетах ядер диаметром 5 мк при этом согласно формуле Аберкромби составит 20%. Более тонкие срезы сильно увеличивают ошибку: на срезе толщиной 5 мк ошибка при подсчете тех же ядер увеличится до 100%, т. е. будет подсчитано 200 ядер вместо 100. Более толстые срезы дали бы меньшую ошибку, но на них глиальные клетки будут часто накладываться друг на друга, вследствие чего подсчет будет затруднен¹.

§ 9. НЕРВНЫЕ ВОЛОКНА

Количество волокон в проводящей системе подсчитывают на микроскопических срезах, произведенных перпендикулярно направлению волокон. На микроскопических препаратах тушью намечают местоположение пучка волокон и подсчитывают ■ нем либо все волокна, либо выборочно подсчитывают количество волокон на единице площади, затем планиметром измеряют площадь, занятую поперечным сечением пучка на его проекции, отброшенной под микроскопом на бумагу, и таким образом определяют количество волокон в пучке. Так же, как и клетки, волокна измеряют или непосредственно под микроскопом, или на фотографиях, или на зарисовках. При подсчете волокон на бумаге их прокалывают иглой. Для подсчета безмякотных и мякотных волокон вместе, т. е. для подсчета количества аксонов, препараты импрегнируют серебром, пользуются пиридиновой модификацией методики Бильшовского — импрегнацию производят в блоке, который заливают в парафин, срезы делают толщиной 10 мк (Лассек — Lassek, 1929). Пользуются также импрегнацией серебром по Холмсу (Holms, 1909) или Глису (Glees, 1946). При фотографировании Лассек пользуется иммерсионными объективами типа «периплан», контрастными пластинками, контрастным проявителем. Негативы печатают контактно, затем изображение с диапозитивов отбрасывают на бумагу, на которой каждое волокно зарисовывается карандашом. Для подсчета мякотных волокон их окрашивают по Вейгерту или осмиевой кислотой. Почти в каждой системе волокон имеется постепенный переход от безмякотных волокон к мякотным. При этом

¹ В исследованиях наших (С. М. Блинков) и наших сотрудников А. С. Арутюновой, К. А. Карапетян, В. Н. Лариной, М. К. Малоходжаева, В. С. Пономарева и В. М. Пуцилло, которые приводятся в этой книге, подсчеты глиальных клеток ■ нейронов производили ■ мозговом стволе на целлоидиновых срезах, а в коре — на парафиновых срезах толщиной 20 мк, окрашенных тионинном или крезил-виолетом, в 50 полях зрения посредством окулярмикрометра под иммерсионным объективом 60 и окуляром 7X. Нейроны считали только в том случае, когда срез проходил через ядрышко.

миелиновая оболочка обнаруживается на гистологическом препарате лишь при условии, что волокно содержит достаточное количество миелина. По мнению скандинавских исследователей (Рексед, Свенсон — Rexed, Swensson, 1941; Свенсон — Swensson, 1948), методика, которую ввел Хегквист (Häggqvist, 1936), и именно модификация методики Альцгеймера — Манна с метиленовым синим и эозином, дает возможность выявить волокна с минимальным количеством миелина, которые другими методами, например с осмиевой кислотой, не обнаруживаются.

§ 10. КРОВЕНОСНЫЕ СОСУДЫ

Для прижизненной фиксации стенок артерий, т. е. для предупреждения посмертных изменений просвета, предложено введение животным в общую сонную артерию 0,85%-ного раствора NaCl, и затем 20%-ного раствора формалина в спирте; кролику вводится 50 мл, и собаке — 500 мл раствора формалина (Г. И. Мchedlishvili, 1959).

Крупные артерии разрезают по их оси и измеряют внутренний периметр стенки с точностью до 0,1 мм (Нейманис — Neimānis, 1956).

Диаметр внемозговых артерий измеряют на фиксированных в формалине препаратах, иногда после заполнения инъекционной массой, например латексом, желатином или метилметакрилатом (Томонага Хиромити, 1961). Инъекция латексом представляет большие преимущества при исследовании внемозговых сосудов. Сосуды, инъецированные латексом, эластичны, не ломаются, их легко препарировать, освобождая от перекладин паутинной оболочки (С. М. Блинков, 1955). В том случае, когда предполагается изготовление микротомных срезов, мы не производим инъекцию латексом, так как латекс плохо режется бритвой и портит ее.

Внемозговые сосуды измеряют миллиметровой линейкой, а более мелкие (но не мельче 10 мк) измеряют под микроскопом, снабженным длиннофокусным объективом, типа отечественного микроскопа МБС-2 с помощью окулярмикрометра.

Измерение внутримозговых сосудов производят на микроскопических препаратах, на которых они выявлены посредством инъекционной и безинъекционной методики. В первом случае сосуды заполняют контрастной массой через общие сонные и позвоночные артерии *in situ* или после извлечения мозга из черепа. Блоки мозга заливают в парафин или целлоидин, изготавливают микроскопические срезы толщиной 10—40 мк, срезы просветляют неокрашенными или докрашивают клетки для ориентировки в топографии сосудов. В случае безинъекционной методики измеряют сосуды, которые выявляют на микроскопических срезах путем одной из специальных окрасок. Крэйджи (Craigie,

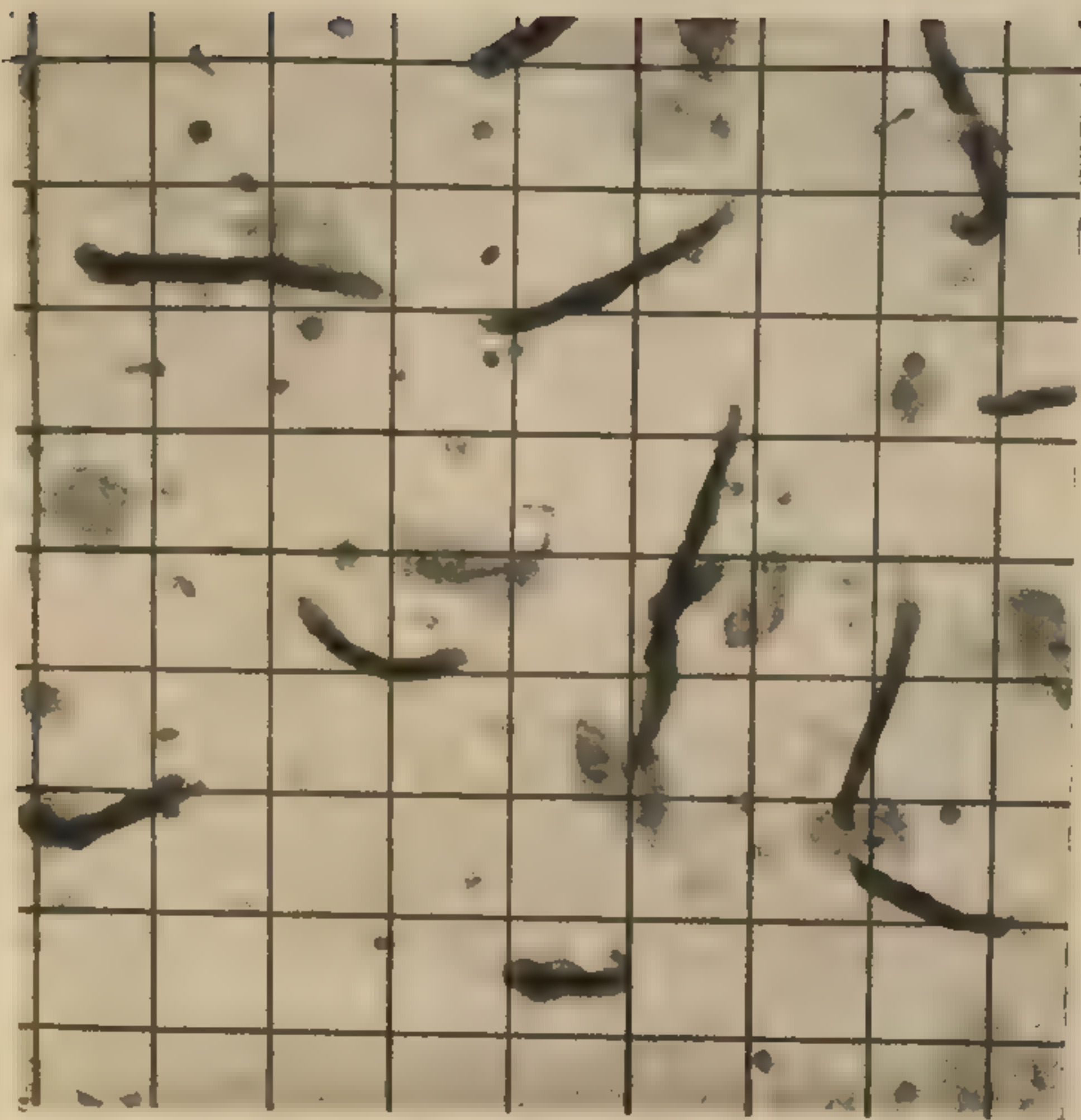


Рис. 7. Нижнее двухолмие у собаки на срезе толщиной 20 мк, окрашенном тионином.

Кровеносные сосуды прижизненно заполнены тушью. Об. 20, ок. 7. Площадь, покрытая 64 квадратами сетки окулярмикрометра, равна 0.0216 мм^2 . Число открытых концов капилляров в пределах 64 квадратов (N_c) равно 19. Число пересечений капиллярами 9 вертикальных линий (N_v) равно 13. Число пересечений капиллярами 9 горизонтальных линий (N_h) равно 13. $n_c = \frac{19}{2 \cdot 0.0216}$. Длина капилляров в представленном на фотографии участке нижнего двухолмия, приведенная к 1 мм^3 , равна $19 : 0.0216 = 880 \text{ мм}$. Дальнейшее объяснение в тексте на стр. 36 и 37.

1920) рассматривает следующие источники ошибок инъекционной методики, на которые указывалось в литературе: 1) часть капилляров не заполняется контрастной массой. Чтобы избежать протекающей отсюда ошибки, надо каждый 2-й срез делать толщиной 200 мк. Этот срез служит для контроля полноты заполнения капиллярной сети. Если она заполнена не полностью, материал для подсчетов не используется; 2) диаметр капилляров может изменяться в зависимости от давления, примененного при инъекции контрастной массы. Это предположение Крэйджи отвергает на основании экспериментов, произведенных им в 1930 г. Эти эксперименты доказывают, что колебания диаметра капилляров не зависят от давления, под которым вводилась контрастная масса; 3) в случае прижизненной инъекции сосудов может рефлекторно произойти спазм или расширение сосудов; 4) сама инъекционная масса после заполнения сосудов может сморщиться; 5) контрастная масса может заполнить капилляры, которые у животного ко времени умерщвления были закрыты.

Главное возражение против безынкционной методики, при которой сосуды выявляются в основном путем окраски заключенных в них эритроцитов, состоит в том, что при извлечении мозга из черепа вследствие потери крови может произойти перераспределение ее по сосудистому руслу. То же самое может произойти вследствие сдавления различных частей мозга при манипуляциях с ним. Однако, как показал Пикворт (Pickworth, 1934), вследствие микроскопической величины капилляров необходимо применить весьма значительное механическое воздействие, чтобы изменить распределение эритроцитов по сосудам.

Драммон (Drummond, 1944) произвел эксперименты, в которых сопоставил результаты измерения длины и диаметра капилляров у лягушки, произведенные с помощью обеих методик: инъекционной (в сосуды вводили кармин в желатине) и безынкционной методики (микроскопические срезы окрашивали по Шостранду, 1934). На инъецированных препаратах длина капилляров в большинстве формаций переднего и заднего мозга оказалась равной или больше длины капилляров на окрашенных препаратах (см. табл. 10). Этим опровергается возражение против инъекционной методики, основанное на предположении, что инъекционная масса проникает не во все капилляры. Мало вероятно также предположение, что инъекционная масса открывает закрытые капилляры, так как разница между результатами, полученными при применении обеих методик, незначительна. Большое значение представляет тот факт, что диаметр капилляров не увеличивается при инъекции. Следовательно, инъекция вызывает не больший вазомоторный эффект, чем умерщвление само по себе.

Эритроциты окрашивают бензидином (Пикворт, 1934, 1937; Шостран, 1934; Петрен — Petren, 1938, и др.) или кислым фуксином по Эросу. Недостаток этой методики заключается в том, что она выявляет только те сосуды, которые заполнены эритроцитами. При окраске бензидином срезы выцветают, окраска кислым фуксином не всегда дает достаточно хороший результат. Импрегнация серебром по методике, предложенной Б. Н. Кловским (1951), выявляет все капилляры, включая закрытые; в этом ее большое преимущество. Но удается эта методика далеко не на любом материале и не на всех участках среза.

Кэмпбелл (Campbell, 1938) разработал методику прижизненной окраски плазмы крови путем внутривенной инъекции, которая производится до умерщвления животных. Лоренте де Но (Lorente de No, 1927) окрашивал стенки капилляров, пользуясь методикой Гольджи — Кокса. В. А. Белянский (1952) — цит. по Д. А. Жданову (1955) — предложил окраску интимы кровеносных сосудов осадком сернистого свинца. Для этого после промывания сосудов 4—5%-ным раствором сернистого натрия в артериальное русло вводят 4—5%-ный раствор уксуснокислого свинца. Окраску железным гематоксилином предложил Крэйджи (1929), окраску по Вейгерту — Палю применял Пфейфер (Pfeifer, 1931), гистохимическим методом выявления щелочной фосфатазы пользовался Шарпер (Scharrer, 1955).

Измерения внутримозговых сосудов, как правило, производят на инъецированных препаратах. Для инъекций предложены различные массы. Сосуды инъецируют водной взвесью туши или взвесью туши в желатине (Б. В. Огнев, 1941, и др.), газовой сажой в эфире (Д. А. Жданов, 1955), берлинской синью (Кобб и Тальботт — Cobb, Talbott, 1927; Д. А. Жданов, 1955), массой Герота ■ модификации А. Т. Акиловой (1944), либо рентгеноконтрастными массами, свинцовыми белилами (А. С. Золотухин, 1934; Г. Д. Аранович, 1939; Б. В. Огнев, 1950; М. Г. Привес, 1948; А. В. Дроздова, 1948; А. Н. Максименков, 1956; И. В. Измайлова, 1957), суриком (Р. В. Зиминая, 1941), киноварной массой (Шандлер, 1951 — цит. по Д. А. Жданову, 1955). Методика инъекций подробно описана у Драммона (1944), Б. В. Огнева (1952), Д. А. Жданова (1955), Ромейса (1957) и др. Наиболее пригодна для измерений внутримозговых сосудов, включая капилляры, инъекция тушью или различными пигментами в желатине. Безупречные результаты получаются лишь у животных, путем прижизненной инъекции. Однако и на патологоанатомическом материале путем инъекции взвеси туши во внутренние сонные артерии можно получить, по крайней мере в некоторых областях, полное заполнение всей капиллярной сети. Так как вследствие обилия венозных анастомозов при инъекции туши *in situ* трудно избежать окраски лица, тушь вводят в сосуды мозга, извлеченного черепа. Для этого мозг извлекают из че-

репа вместе с твердой мозговой оболочкой. Во время инъекции мозг удерживают на марле в изотоническом растворе. Надо заметить, что во время инъекции сосудов мозга, особенно при наличии патологического очага, трудно предусмотреть надлежащее давление, которое необходимо и достаточно для тотального заполнения капиллярной сети. Определенное давление, под которым вводится контрастная масса в общую сонную артерию, адекватное для тотального заполнения капиллярной сети в одних областях мозга, оказывается недостаточным для других и чрезмерным для третьих. При введении контрастного вещества под одним и тем же давлением капилляры в одной части мозга остаются незаполненными, в другой же — сосуды разрываются, а в третьей — получается отличное заполнение всей капиллярной сети.

Мы предпочитаем производить инъекцию черной профильтрованной неразбавленной чертежной тушью. Животным под наркозом вскрывают грудную клетку и вводят тушь через левый желудочек сердца. При этом производят разрез ушка правого предсердия. В случае инъекции у кошек или собак тушь начинают вводить под давлением 120 мм рт. ст. После введения 100 мл клипируют отверстие в предсердии и вводят еще 50 мл туши под давлением 180 мм рт. ст. Затем мозг извлекают и фиксируют либо в 10%-ном формалине, либо в спирте восходящей крепости. После заливки в целлоидин производят срезы сериями, в которых срезы толщиной 100—200 или 300 мк чередуют с тонкими срезами толщиной 10 или 20 мк. Просветленные и заключенные в канадский бальзам толстые срезы служат для контроля полноты заполнения сосудов, изучения ангиоархитектоники и измерения петель капиллярной сети и диаметра внутримозговых сосудов. Тонкие срезы, обычно докрашиваемые тионин, служат для установления местоположения различных цитоархитектонических формаций и определения длины капилляров в 1,0 мм³ мозгового вещества.

Длину капилляров измеряют или под микроскопом с помощью линейки окулярмикрометра, либо измеряют курвиметром зарисованные проекции сосудов, отброшенные через микроскоп на бумагу. Так как в толще среза, в трехмерном пространстве, капилляры проходят в разных направлениях под разными углами к плоскости среза, они под микроскопом представляются более короткими, чем они являются в действительности. При попытке определить происходящую вследствие этого ошибку путем учета количества капилляров, проходящих «в глубину» микротомного среза, получен коэффициент, равный от 1069 до 1188. Таким образом, для исправления ошибки нужно величину, полученную путем измерения длины капилляров окулярномикрометром или курвиметром, увеличить на 7—18% (Кэмпбелл, 1939). Применяли и методику «совпадений», которая обозна-

чается так же, как «интеграционная» методика, для определения объема, занимаемого капиллярами по измерениям, произведенным на определенной площади микроскопического среза. При этом с помощью этой методики измеряют как абсолютный, так и относительный объем, занимаемый капиллярами в процентах к объему мозгового вещества (Лирзе — Lierse, 1961).

Вернер (Werner, 1963) произвела весьма интересную проверку методики. Она залила в целлоидин перлоновые нити определенной длины и диаметра, смятые в комок, и вычислила их объем по микроскопическим срезам толщиной 100 мк, с помощью интеграционной методики. Объем нитей, вычисленный с помощью интеграционной методики, был больше идеального (эмпирически установленного до заливки объема перлоновых нитей) в $2\frac{1}{2}$ раза.

С. М. Блинковым и Г. Д. Моисеевым (1961) был предложен простой способ подсчета длины капилляров. Этот способ избавляет от ошибки, происходящей вследствие того, что капилляры под микроскопом и на проекциях представляются укороченными и, что особенно важно, результаты измерения не зависят от колебания толщины микротомных срезов. Измерения производят на микроскопических срезах мозга, на которых кровеносные сосуды выявлены посредством одной из принятых методик, предпочтительно путем инъекции туши. На срезах толщиной от 10 до 40 мк окрашивают нервные клетки для ориентировки в топографии сосудов. Измерения производят с помощью сетки окулярмикрометра, имеющей горизонтальные и вертикальные линии. Мы пользуемся сеткой, на которой имеется 17 горизонтальных и столько же вертикальных линий. Горизонтальные линии устанавливают перпендикулярно главному направлению более крупных внутримозговых сосудов. Это направление обозначается как преимущественное (максимальное или минимальное) направление капилляров. Измеряют число открытых концов капилляров. Открытые концы возникают там, где прошел микротомный нож и нарушилась непрерывность замкнутой капиллярной сети (рис. 7). Измеряют число концов в пределах большого квадрата сетки (N_c) и определяют плотность концов на 1 мм^2 (n_c), затем измеряют число пересечений капиллярами одинакового числа горизонтальных (N_r) и вертикальных (N_v) линий сетки окулярмикрометра. Тогда длина капилляров в 1 мм^2 мозгового вещества определяется выражением:

$$L_o = n_c \frac{N_r}{N_v} \left(2 + \frac{4}{3} \frac{N_v - N_r}{N_r} \right). \quad (17)$$

Обоснование точной формулы и приближенной (17), которая дает ошибку, не превышающую 3,5% (см. ДАН СССР, 1961, т. 140, № 2, стр. 465). Формула показывает, что L_o (длина капилляров в 1 мм^3) не зависит от толщины микротомного среза

и, кроме того, позволяет учесть неравномерность в распределении капилляров по разным направлениям, так как член $\frac{4}{3} \frac{N_B - N_G}{N_G}$ дает именно эту поправку.

Если капилляры распределены равномерно по направлениям, тогда $N_G = N_B$, и мы получим $L_0 = 2n_c$. (18)

Методику иллюстрирует табл. 11, где приведен цифровой материал, на основании которого была установлена плотность капиллярной сети в некоторых формациях головного мозга собаки и кролика. Подсчеты были произведены на целлоидиновых срезах при объективе 40X и окуляре 7. Сетка окулярмикрометра покрывала площадь среза, равную $0,046 \text{ мм}^2$. Таким образом, N_c на табл. 11 означает число концов капилляров, которые были видны в пределах сетки в 6 полях зрения, т. е. число капилляров, перерезанных микротомным ножом на площади, равной $0,046 \text{ мм}^2 \times 2 \times 6 = 0,552 \text{ мм}^2$. Площадь, покрываемая сеткой, всегда умножается на 2, потому что подсчитывается число концов, перерезанных микротомным ножом, в двух параллельных плоскостях, т. е. в нашем случае на площади $0,046 \text{ мм}^2 \times 2$. Площадь в измерениях, приведенных в табл. 11, умножали на 6, потому что подсчеты производили в 6 полях зрения. Следовательно, плотность концов на 1 мм^3 (n_c) получали путем деления N_c на 0,552. Далее, на табл. 11 приведено число пересечений капиллярами 102 горизонтальных (N_G) и 102 вертикальных (N_B) линий сетки окулярмикрометра, потому что в каждой сетке имелось 17 линий, и измерения были произведены в 6 полях зрения ($6 \times 17 = 102$). Из табл. 11 видно, что значение длины капилляров, вычисленное по формуле (17), отличалось от значения длины капилляров, вычисленной по формуле (18) не более чем на 6,1%. Другими словами, ошибка, проистекающая от допущения равномерного распределения капилляров по всем направлениям трехмерного пространства, на материале, приведенном в таблице 11, не превышала 6,1%.

По формуле (18) $L_0 = 2n_c$, поскольку $n_c = \frac{N_c}{2a}$, где a — площадь среза, покрываемая сеткой окулярмикрометра, техника измерения длины капилляров весьма упрощается. Достаточно подсчитать количество открытых концов капилляров на площади a и разделить его на величину этой площади. Полученное число показывает длину капилляров в 1 мм^3 мозговой ткани, выраженную в миллиметрах (см. рис. 7).

Измерения длины капилляров, произведенные по методике Блинкова и Моисеева, свободны от существенной ошибки, присущей другим методикам, потому что результаты измерений не зависят от толщины микротомных срезов и, кроме того, требуют значительно меньшей затраты времени.

Техника измерения диаметра внутримозговых сосудов и размеров петель сосудистой сети не требует пояснений.

Все известные до настоящего времени измерения внутримозговых сосудов на микротомных срезах отклоняются от истинных размеров у живого животного вследствие не поддающихся учету изменений в агональном периоде и сморщивания мозговой ткани в процессе ее фиксации, заливки и изготовления микроскопических препаратов. Сморщивание, как уже указывалось, зависит от сроков и характера фиксирующих жидкостей, от богатства ткани водой, которое связано с возрастом, видом животных и особенностями строения разных отделов. Поэтому сопоставление данных о длине капилляров, полученных различными авторами, должно производиться с осторожностью.

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ

§ 1. ВЕС И ОБЪЕМ НЕЙРОНОВ И ТЕЛА НЕРВНЫХ КЛЕТОК

По данным ряда авторов, наиболее большой по величине нейрон в мозге млекопитающих. Используя различные методы микрометрической, был определены размеры отдельных клеток.

Суммарно в предлобных извилинах и объему самые малые нейроны, а по всей нервной системе — больше самых мелких.

Иногда размер клеток обозначают наименьшим диаметром. Диаметр Делетерса равно 1800 мк, ядра 288—1254 мк.

решка вестибулярного мезэнцефалического ганглиона 2475 мк — у кошки 812 мк — у крысы.

В. Н. Космарская, используя метод микрометрической, подробно описала размеры отдельных клеток.

Глава II

КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ НЕЙРОНА

§ 1. ВЕС И ОБЪЕМ НЕЙРОНА. СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ РАЗМЕРАМИ ТЕЛА НЕЙРОНА И ЕГО ОТРОСТКАМИ

По данным ряда авторов нейрон является наиболее вариативной по величине и массе клеточной единицей организма. Используя различные оптические методы, включая микроспектрометрию, был определен сухой вес и объем ряда нервных клеток.

Суммарно в пределах того или иного образования по весу и объему самые малые клетки в 5—40 раз меньше самых больших, а по всей нервной системе самые крупные клетки в 1000 раз больше самых мелких (табл. 12 и 13).

Иногда размер клеток определяют по их профильному полю, которым обозначают произведение наибольшего диаметра на наименьший диаметр. У человека профильное поле клетки ядра Дейтерса равно 1800—4002 мк^2 ; клетки межкорешкового ядра — 288—1254 мк^2 , ядра Бехтерева — 252—630 мк^2 , нисходящего корешка вестибулярного нерва — 612 мк^2 . Профильное поле клеток мезэнцефалического корешка равно 3905 мк^2 у человека, 2475 мк^2 — у кошки, 3315 мк^2 — у кролика, 1995 мк^2 — у собаки, 812 мк^2 — у крысы, 589 мк^2 — у крота (Б. Н. Косовский и Е. Н. Космарская, 1961).

Используя метод Гольджи, Шолл (Sholl, 19536, 1956) впервые дал подробное описание соотношения аксонно-дендритических ветвлений звездчатых и пирамидных нейронов моторной и зрительной коры у кошки (табл. 14).

В среднем длина дендритов в зрительном и моторном полях сходны, но количество дендритных ветвей в моторном поле меньше, чем в зрительном. Сопоставление гистограмм показывает, что по мере удаления от тела клетки число дендритных ветвей сначала нарастает, а затем заметно уменьшается. Следовательно, у каждой клетки имеется такое расстояние от тела, где наблюдается максимальная разветвленность дендритов.

Показано, что средний объем перикариона нейрона коры большого мозга у кошки равен 4000 мк^3 и тела клеток занимают 5% всего коркового объема. Каждый перикарион располагается в центре куба со стороной 25 мк и на расстоянии 25 мк от соседних тел клеток. Шолл определил, что наибольшее расстояние между ветвями дендритов звездчатых клеток равно 400 мк. Поэтому объем сферы, занимаемой дендритами этой звездчатой клетки, равен $\frac{4}{3}\pi \times 200^3 \text{ мк}^3$, т. е. $32 \times 10^6 \text{ мк}^3$. А так как 60 клеток содержатся в 10^6 мк^3 объема коры, то звездчатая клетка с радиусом дендритного поля в 200 мк охватывает около 9000 клеток. Шолл показал, что в коре среднее расстояние между соседними дендритами равно примерно 2—3 мк. По данным Шолла наибольшее расстояние между ветвями зрительных афферентов в коре равно 150 мк. Ассоциативные волокна распространяются своими наиболее удаленными разветвлениями на расстояние, равное 650 мк, а тангенциальные волокна в первом слое коры тянутся на несколько миллиметров. Поэтому одно ассоциативное волокно может передавать импульсы 5000 нейронам. По данным Шолла, тангенциальные волокна связаны с 70% нейронов коры.

Соединительное поле нейрона по Шоллу представляет собой зону вокруг тела и дендритов нейрона толщиной 0,5 мк (средняя толщина тончайших аксонных ветвлений). Соотношение между площадью дендритов и площадью тела клетки в зрительной и двигательной коре равно 1:6,2 (Е. С. Члокашвили, 1958, 1953). На наш взгляд, более реальными являются данные Шолла (1956). Если исходить из цифр, приведенных в табл. 12, то названное соотношение колеблется от 1:15 до 1:46 (при этом диаметр дендритов принят за 4 мк). Соотношение между объемом тела клетки из передних рогов спинного мозга и ее аксоном равно 1:125 (Гейденгайн — Heidenhein, 1911), 1:250 (Бодиан — Bodian, 1952), 1:100 (Хиден, 1960).

Бок (1959) исследовал соотношение между дендритным и аксонным аппаратом коры и о закономерностях ветвления самого дендритного аппарата. Суть его положений заключается в следующем: 1) длина дендритов (так же как и длина нейритов) в единице объема одинакова на различных участках коры большого мозга; 2) в единице объема коры длина всех дендритов равна половине суммарной длины всех аксонов.

Бок пришел к заключению, что понятие клеточная территория, т. е. объем коры, который занимает одна клетка с ее дендритами, является существенным для понимания функций коры. Количество нейритов, приходящих к клеточной территории, пропорционально квадрату объема ядра клетки (или просто величине тела клетки). Бок также нашел, что длина дендритов одного нейрона закономерно связана с размерами тела клетки, а следовательно, и с размерами тела того или иного животного

(если принять во внимание наличие связи между размерами нервных клеток и весом тела животных (см. гл. 11, § 2).

Так, длина дендритов у одного нейрона для мыши равна 900 мк, крысы — 1200 мк, морской свинки — 1675 мк, а у кролика — 2100 мк. Если принять за единицу длину дендритов у мыши, то длина дендритов у крысы равна 1,33, у морской свинки — 1,86, а у кролика — 2,33. Соответственно соотношение между размерами тела в том же ряду грызунов равно 1:1, 4:1, 9:2,2. Следовательно, увеличение тела животного происходит в той же пропорции, как и увеличение длины дендритов. Бок рассматривает также вопрос о развитии дендритов в сравнительноанатомическом ряду грызунов и приходит к выводу о наличии трех типов увеличения «дендритного дерева». При первом способе (дополнительном) прибавляется количество периферических ветвей, при втором способе (гомоморфном) увеличивается все дендритное дерево без прибавления ветвей, при третьем способе происходит интенсификация ветвления без роста дендритов в длину. Исходя из предположения, что ветвление дендритов происходит по дихотомическому типу, когда каждая ветвь в процессе роста дает два отростка, Бок нашел зависимость между радиусом дендритного дерева и общей длиной дендритов всего дерева. Эта зависимость равна $D = R^2$, где D — общая длина дендритов нейрона, R — радиус, равный расстоянию между телом нейрона и наиболее удаленным от него концом дендрита. Однако это теоретическое предсказание не оправдывается при измерении дендритных ветвей, что следует из материала Бока.

§ 2. ТЕЛО НЕЙРОНА И ЕГО ОРГАНЕЛЛЫ

КЛЕТОЧНАЯ МЕМБРАНА

По описанию большинства авторов оболочка тела нервной клетки чрезвычайно тонка и почти незаметна, хотя и состоит из двуконтурной мембраны (Пиз и Бейкер — Pease, Baker, 1951). Некоторые авторы вообще не видят оболочки тела нейрона (Хартман, Hartmann, 1956). С другой стороны, Янг (Young, 1956) и Фернандес-Моран (Fernandez-Moran, 1957) считают, что тело нейрона покрыто оболочкой толщиной 100—200 Å. В местах синаптических контактов эта мембрана несколько утолщается (см. ниже). Имеются основания полагать, что эта двойная мембрана тела нейрона построена из параллельных листков протеина, отделенных друг от друга двойным слоем липидов (Шмидт — Shmidt, 1935). Сравнение толщины мембран различных клеточных органелл провел Ямамото (Jamamoto, 1963). Он выделил две группы мембран: толстые, не отличающиеся по диаметру от плазматической мембраны (синаптические пузырьки,

пузырьки микротелец, мембраны аппарата Гольджи), и тонкие, составляющие 85—89% от толщины плазматической мембраны (митохондрии, ядерные мембраны, мембраны эндоплазматической сети).

ТИГРОИД

Исследование цитоплазмы нейрона выявило ряд характерных особенностей в строении тигроида — наиболее специфического органоида тела нервной клетки. Первоначально тигроид описывали при исследовании под электронным микроскопом как скопление осмиофильных тел, сравнимых с гранулами, видимыми в светооптический микроскоп (Бимз, Бремен, Ньюфэнг, Еванс — Beams, Breemen, Newfang, Evans, 1952). Подобные же гранулы наблюдал Л. С. Гольдин (1957). Начиная с исследований Палада (Palade, 1955) и Палея (1955), применивших адекватную фиксацию, тигроид описывается как сложная система цистерн и щелей, ограниченных мембранами, покрытыми мельчайшими гранулами. Эти мембраны, видимо, активно участвуют в процессах метаболизма, являясь местом локализации ферментов (Шостранд, 1957). Шостранд относит мембраны тигроида к α -типу, который наблюдается в большинстве клеток, обладающих интенсивным белковым обменом.

Портер предложил новый термин для характеристики структурированной части цитоплазмы клетки: гранулярная эндоплазматическая сеть (ретикулум). По мнению этого автора, в эндоплазматический ретикулум входят: наружная мембрана клетки, сами мембраны и оболочка ядра, образующие непрерывную систему оболочек клетки.

Количественные данные по ультраструктуре тигроида сведены в табл. 15.

Гранулы, прилегающие к мембранам, осмиофильны и образуют правильные розетки, параллельные ряды или петли (Палад, Палей, 1954; Фернандес-Моран, 1957; Шультц, Майнард и Пиз — Shultz, Maynard, Pease, 1957). Показано, что эти гранулы имеют специфическое строение и отличаются по структуре от гранул кариоплазмы. Если в ядре при больших разрешениях (10 Å) наблюдаются кольцевидные формы гранул, то в цитоплазме они имеют осмиофильный центр, придающий им вид диска (Фернандес-Моран, 1957; Едштром и Хиден, 1954). Фернандес-Моран высказал гипотезу, что эта разница обусловлена особенностями структуры ДНК ядра и РНК цитоплазмы.

По последним данным тигроид является липорибонуклеопро-теидом (Хиден, 1960). Рибонуклеиновая кислота тигроида содержит четыре мононуклеотида (Едштром и Хиден, 1954). При помощи микроинофореза (Едштром, 1957; Едштром и Ейхнер — Edström, Eichner, 1958) было показано, что клетки разных формаций (из ядра Дейтерса, ядра подъязычного нерва, гипотала-

муса) содержат РНК сходного типа. Ее молярная пропорция такова: 19% — аденина, 33% — гуанина, 27% — цитозина и 21% — урацила. Данные соотношения очень устойчивы, что подтверждают выводы, сделанные Касперссоном (1936, 1940, 1950) и Хиденом (1943, 1960) о том, что РНК нервных клеток обладает высокой селективной абсорбцией при 2600 Å. Общее количество РНК в нейроне зависит от его функционального состояния и варьирует от 50 до 1000 пикограмм (Едштром и Ейхнер, 1958) (табл. 16).

Между объемом клеток переднего рога спинного мозга и количеством содержащейся в них РНК имеется прямая пропорциональная зависимость. В то же время количество ядерного хроматина не зависит от величины клетки или ее составных частей (Б. Н. Клосовский и З. Н. Киселева, 1939; В. Я. Бродский, 1956; Едштром и Пигон — Edström a. Pygon, 1958). Относительная концентрация РНК колеблется от 0,1% до 1,5—2% в разных нервных клетках (Хиден, 1960), в то время как протеины составляют 20, а липиды 5% (отношение веса к объему). Такие большие количественные колебания в содержании РНК в разных клетках совпадают с микроскопическими данными о структурной разнородности тигроида в зависимости от величины клетки и ее функционального состояния. За период от эмбриональной стадии до стадии половозрелости количество протеинов в теле мотонейрона спинного мозга белой крысы увеличивается в 2200 раз, а во всем мотонейроне, включая отростки, в 200 000 раз (Хиден, 1943).

АППАРАТ ГОЛЬДЖИ

Наряду с зернистой сетью, в цитоплазме нервных клеток отмечается вторая система мембранных профилей, лишенных гранул. Палей и Палад назвали эту систему агранулярным ретикуломом. Данное образование отличается от гранулярного ретикулома более плотной «упаковкой» и большей осмиофильностью мембран, а также наличием мелких вакуолей (Дальтон и Феликс — Dalton, Felix, 1953; Шульц, Майнард и Пиз, 1957; Шостранд, 1956). Агранулярный ретикулум большинство авторов идентифицируют с аппаратом Гольджи. О величине элементов аппарата Гольджи опубликованы следующие сведения: диаметр вакуолей равен 600 Å, толщина осмиофильных мембран колеблется от 60 до 70 Å, толщина осмиофобного промежутка между ними — от 60 до 90 Å, пространство между парами соседних мембран — от 50 до 200 Å (Шостранд, 1956). Предложена гипотеза, согласно которой в аппарате Гольджи сконцентрированы белково-липидные цепи, которые входят в состав гранул секрета. Если это так, то аппарат Гольджи должен играть важную роль в биосинтезе секрета (Бейкер — Baker, 1954; Нат — Nath,

1957). На основании электронно-микроскопических данных была высказана гипотеза, что единого аппарата Гольджи нет и структура, описываемая под этим названием, разнородна по своему происхождению и функции. Высказывают предположение, что аппарат Гольджи и тигроид являются единым образованием (Малотра, Меек — Malhotra, Meek, 1961).

МИТОХОНДРИИ

Митохондриальный аппарат нейрона построен из большого количества мелких митохондрий, имеющих типичную структуру. Количество митохондрий варьирует в различных типах нейронов (до 2,5 тыс.). Большое число митохондрий имеется в переднем роге спинного мозга, клетках Пуркинье и ядре блуждающего нерва (Чойя — Choja, 1936; Хартманн — Hartmann, 1948, 1949). В теле нервной клетки митохондрии чрезвычайно разнообразны по своей внешней форме и внутренней структуре. Обычно митохондрии имеют наружную двойную мембрану и ряд внутренних мембран или крист.

Размеры митохондрий весьма сильно варьируют (табл. 18).

Количественный анализ выявил характерные признаки митохондриальных мембран в нервной клетке и клетках печени и почек (см. табл. 17, 18). Было установлено, что количество митохондрий в одной клетке неодинаково в отдельных тканях.

Различия в толщине мембран и их неодинаковая «упаковка» указывают на качественные особенности распределения ферментов внутри митохондрий разных тканей (И. И. Глезер, 1963; Родин — Rhodin, 1958).

В работе И. И. Глезера (1963) выявлены особенности онтогенетического созревания ультраструктуры митохондрий и приводятся количественные данные, показывающие заметное изменение структур крист и оболочки митохондрий (табл. 19 и 20).

Уже у новорожденной крысы выявляется большое разнообразие формы, величины и электронной плотности митохондрий. Прежде всего нужно выделить два типа митохондрий: темные и светлые. Первые выделяются на светлом фоне клетки своей осмиофильностью, а вторые представлены в виде профилей со светлой внутренней частью, где имеются немногочисленные кристы. Оба эти типа можно наблюдать у взрослой крысы. Исследование более 100 клеток показало, что в среднем соотношение между светлыми и темными митохондриями мало изменяется в онтогенезе (см. табл. 19). Так, у новорожденной крысы в одной клетке на срезе толщиной 200 Å найдено 6 светлых и 3 темных митохондрий, а у взрослой — соответственно 6 и 2,2. Светлые митохондрии длиннее темных примерно в 2 раза и шире их в 1,5 раза. Таким же постоянным отличием темных и светлых митохондрий является отношение их ширины к длине. Ширина

темных митохондрий составляет 70% их длины, а ширина светлых составляет всего 55% их длины. Таким образом, светлые митохондрии в среднем являются более вытянутыми, а темные более округлыми. Общая величина митохондрий увеличивается от момента рождения крысы до 16-го дня в 1,5—1,8 раз (см. табл. 19). Особый интерес представляют данные по развитию внутренней структуры митохондрий. На ранних стадиях онтогенеза митохондрии содержат мало крист.

К 16-му дню митохондрии буквально набиты кристами. Количество и протяженность крист увеличиваются, они приобретают извилистые контуры. Еще более четкие возрастные различия обнаруживаются при рассмотрении размеров мембран митохондрий (табл. 20). Вместе с тем, некоторые особенности структуры мембран митохондрий сохраняются. Так, диаметр оболочки митохондрий и ее компонентов — светлого промежутка и темных мембран — составляет 69—70% толщины соответствующих компонентов крист, т. е. толщина крист всегда на 30% превышает толщину оболочки митохондрий. Однако наряду с этим выявлен ряд переменных величин. Из табл. 20 следует, что в онтогенезе как оболочка, так и кристы в целом несколько утолщаются. При этом наибольшие изменения испытывают в обоих случаях темные мембраны (они увеличиваются на 22—25%); светлый промежуток между ними увеличивается всего на 4—5%. Однако если у новорожденной крысы толщина светлой прослойки составляет 50—52% всей толщины крист и такой же процент ширины всей оболочки, то к 16-му дню эта величина падает до 46%, но соответственно возрастает ширина темных мембран. Особенно заметно изменяется абсолютная и относительная протяженность крист. Так, за весь период от рождения до 16-го дня кристы, которые располагаются параллельно широтному диаметру митохондрий, удлиняются в 3 раза. Их длина у новорожденной крысы равна 23—30% ширины митохондрий, а к 16-му дню достигает 33—55%. Одновременно резко сокращается расстояние между кристами (в 4 раза). Если у новорожденной крысы длина крист лишь немного отличается от расстояния между ними, то к 16-му дню средняя длина крист превосходит это расстояние более чем в 10 раз. Среднее число крист к 16-му дню в 2 раза больше, чем у новорожденного крысенка (см. табл. 20).

Площадь, занимаемая кристами и оболочкой митохондрий, составляет у новорожденной крысы 0,215 $\mu\text{к}^2$, а к 16-му дню — 0,498 $\mu\text{к}^2$, т. е. площадь мембран митохондрии увеличивается более чем в 2 раза (2,3). При этом к 16-му дню жизни площадь крист возрастает в 4 раза, а площадь оболочки — всего в 1,4 раза. У новорожденной крысы суммарная площадь крист в 1,8 раза меньше соответственной площади оболочки; к 16-му дню отношения изменяются и площадь крист в 1,5 раза превосходит площадь оболочки.

При перерезке подъязычного нерва кролика определяли соотношение между массой цитоплазмы и митохондрий (Гудсон, Лазаров и Хартман — Hudson, Lazarow, Hartmann, 1961). Показано, что при этом число митохондрий на оперированной стороне равно 1,91, а на контрольной — 1,51. Относительный объем митохондрий на оперированной стороне равен 15,3%, а на контрольной стороне — всего 9,0% (по отношению к цитоплазме). Интересно, что авторы использовали для этих подсчетов стереологический метод Хеннига (см. гл. I).

По установившимся в настоящее время представлениям митохондрии являются одними из наиболее важных для метаболизма органелл клетки. Видимо, эти образования являются центрами ферментативной активности.

Имеются основания полагать, что в кристах и оболочке митохондрии локализованы ферменты, разные по своему значению для метаболизма нервной клетки (Такузо — Takuzo, 1962). Субстраты, поступающие в митохондрию, подвергаются воздействию со стороны этой полиферментной системы в определенном «конвейерном» порядке по мере транспортировки по внутренней камере митохондрии.

Показано, что митохондрии в среднем состоят из белков (65—70%), липидов, главным образом фосфатидов (25—30%) и около 0,5% РНК (Линдберг и Эрнстер — Lindberg, Ernster, 1954). В митохондриях происходят обменные процессы, сопровождающиеся высвобождением энергии. Энергия, освобождающаяся при окислении в митохондриях, идет на построение АТФ, в которой она накапливается. Освобождение энергии из активной митохондрии происходит, вероятнее всего, на поверхности крист и наружных мембран с помощью энзиматических систем. Описанная выше структура митохондрий обеспечивает определенный и строгий порядок в расположении энзимов (Хиден, 1960).

НЕЙРОФИБРИЛЛЫ

Как компонент цитоплазмы описаны тонкие нити диаметром 100—200 Å. Эти нити рассеяны по всему перикариону и рассматриваются как гомологи нейрофибрилл световой микроскопии (Герен и Шмидт — Geren, Schmitt, 1954; Хесс и Лансинг — Hess, Lansing, 1955; Палей и Палад, 1955; Ройзин и Дмоховский — Roizin, Dmohovski, 1956; Люс — Luse, 1956; Шультц, Майнард и Пиз, 1957; Грей, 1959).

§ 3. ЯДРО И ЯДРЫШКО

Светооптические исследования, проведенные в начале XX века, показали, что в любой ткани имеется определенное ядерно-плазменное отношение, закономерно меняющееся в онтофилогенезе (Гертвиг — Hertwig, 1903). Это отношение для нервной ткани

резко увеличено по сравнению с другими тканями организма. Гейденгайн (1911) нашел, что объем тела и отростков нейрона примерно в 125 раз превышает объем ядра, и высказал предположение, что химическая структура тигроида компенсирует недостаточное количество кариоплазмы в нервных клетках. Ядерно-цитоплазматическое отношение резко меняется онтогенезе: так, у 8-дневного зародыша курицы отношение объема ядра и цитоплазмы равно 1:1, в 9 дней — 1:11, а при вылуплении — 1:33 (Гамбургер — Hamburger, 1954).

На окрашенных или свежем выделенных нервных клетках мембрана ядра имеет вид тонкой темной линии. Большинство авторов описывало мембрану ядра как замкнутый осмиофильный профиль, состоящий из двух контуров (Пиз и Бейкер, 1951). Портер (Porter, 1955) и Хартманн (1953) установили, что толщина двойной оболочки ядра меняется от одной части ядра к другой (в 2—3 раза). Мембрана имеет обычно толщину 260—390 Å, только иногда достигает 0,1 мк.

Внутренний компонент двойного контура имеет обычно толщину 130 Å и гладкие очертания, а наружный осмиофильный компонент имеет толщину 75 Å и обладает легкой складчатостью и тончайшими выростами (Палей и Палад, 1955; Хартманн, 1953; де Робертис — de Robertis, 1954; Доусон и Уайберн — Dawson, Wyburn, 1955).

Мембрана изредка образует концентрические пластинки или фибриллы. В некоторых случаях тангенциальное расщепление мембраны сопровождается ветвлением фибрилл. Поляризационные исследования выявили, что мембрана ядра состоит из ламелл протеина с длинной осью, параллельной поверхности ядра (Чинн — Chinn, 1938).

Некоторые исследователи считают, что мембрана ядра способна образовывать глубокие карманы, проникающие в глубь кариоплазмы, иногда до самого ядрышка. Складчатость оболочки ядра нейрона отмечалась и ранее на светоптических препаратах (М. С. Мильман, 1936). Однако наличие столь глубоких впячиваний обнаружено только при помощи электронного микроскопа. Можно полагать, что эти складки увеличивают обменную поверхность между ядром и цитоплазмой. В ядерной оболочке нейронов описаны поры величиной от 400 до 1000 Å (Хартманн, 1952; де Робертис, 1962). Структура кариоплазмы существенно отличается от цитоплазмы нейрона. Основным компонентом кариоплазмы является хлопьевидная зернистость, располагающаяся по всему диаметру ядра. Относительно химической структуры ядра, нервной клетки мы знаем пока очень мало, так как 80% кариоплазмы вымывается при фиксации (Хиден, 1953). При гисторадиоавтографии ядро оказывается оптически пустым. Однако Гейтер (Geiter, 1939) показал, что ядро нервных клеток настолько богато хроматином, что в нем можно установить дип-

лоидию (двойной набор хромосом) в течение всего периода роста нервных клеток.

Количество ДНК в ядре нервной клетки является постоянной величиной у взрослого животного (де Робертис, 1962) и равняется 7×10^{-12} г. Однако в онтогенезе содержание ДНК нарастает постепенно и достигает величины, характерной для взрослого, у белой крысы к 16-му дню после рождения, у кролика и кошки — к концу 1-го месяца, у собаки — к 5-му месяцу, а у человека — к 1-му году жизни. Предполагают (де Робертис, 1962, и др.), что именно ДНК играет основную роль в передаче наследственной информации и тесно связана с процессами деления клеток. Большинство исследователей полагает, что нервные клетки в ЦНС с возрастом теряют способность к митозам. Это положение хорошо иллюстрируется таблицей из работы Дональдсона (Donaldson, 1924), где показано число митозов на 1 мм^3 нервной ткани в стволе, мозжечке и коре большого мозга. Следует заметить, что возраст, в котором в клетках различных отделов ЦНС крысы прекращается митотическая активность, совпадает с возрастом, в котором содержание ДНК в тех же клетках достигает величины, характерной для взрослого животного (табл. 21). Мак-Ильвейн (1962) разделил онтогенез крысы на ряд периодов, характеризующихся рядом морфологических, физиологических и биохимических признаков: 1 — период деления нервных клеток, составляет $\frac{3}{4}$ времени эмбриогенеза; 2 — рост клеток, длится 10 дней после рождения; 3 — миелинизация нервных волокон, происходит до 20-го дня после рождения.

Ядро каждой нервной клетки содержит в среднем 7,1% ДНК, 20% РНК (Геллер и Эллиот, 1954), 20—30% липидов (Тирелл и Рихтер — Tyrell, Richter, 1951; Братгард и Хиден, 1952) и примерно 20% протеинов (Дебух и Штаммлер — Debuch, Stammeler, 1956). По мнению Хидена и Ларсона, 1957, процентное содержание липидов и протеинов в ядре нервной клетки равно примерно их содержанию в цитоплазме, однако растворимость веществ в цитоплазме ниже, чем в ядре.

Ядрышко нервной клетки имеет базофильный корковый слой, ацидофильный центр и одну или более вакуолей. Обычно в нервной клетке наблюдается одно или более ядрышек (Ольшевский — Olszewski, 1947). Объем ядрышек варьирует от 2 мк^3 до 60 мк^3 . В течение онтогенеза млекопитающих ядрышко может резко увеличиваться. У рыб имеются нервные клетки, где ядрышки достигают 6000 мк^3 (Хиден, 1943).

Много неожиданного принесло электронно-микроскопическое исследование ядрышка нейрона. Оказалось, что оно состоит из очень мелких гроздьевидных зерен и двойных мембран — нитей. В некоторых случаях наблюдалась сетчатость структуры ядрышка. Самое удивительное, что ядрышко не обладает наружной оболочкой и его электронная плотность та же, что и у хро-

матиновых хлопьев. В некоторых работах показано, что ядрышко может плотно прилегать к ядерной мембране. Все это заставляет предполагать, что ядрышко не является постоянным морфологическим образованием, а напротив, очень лабильным центром скопления РНК. Не выяснено, является ли ядрышко местом синтеза РНК или только местом ее хранения для последующего выброса в цитоплазму.

По данным Едштром (1957), ядрышко в моторных клетках заметно увеличивается в зависимости от функциональной двигательной нагрузки. Увеличение размера ядрышка нервных клеток продолжается до 2-й половины жизни человека (30 лет). С началом старения организма ядрышко постепенно уменьшается и даже может совершенно исчезнуть (О. Фогт, Ц. Фогт — Vogt, 1945—1947).

В ядрах VIII пары нервов у *Lophius* (морской ерш) выделено 3 типа клеток: в клетках I типа отношение объема ядрышка к объему тела нервной клетки равно 1:1000, в клетках II типа это отношение равно 1,7:1000 и III типа — 5:1000. В последнем случае максимальный диаметр ядрышка может достигать 14,5 мк.

Кахал (1903, 1910) описал акцессорное тельце, располагающееся вблизи ядрышка нервной клетки и имеющее диаметр 0,5—1,0 мк. В различных образованиях головного мозга кошки акцессорное тельце имеет разные размеры: в коре, хвостовом ядре, нижней оливе, ядрах моста его диаметр равен 0,5 мк; в ружном коленчатом теле — 0,6 мк; в клетках Пуркинье мозжечка — 0,7 мк, в ретикулярной формации продолговатого мозга — 0,8 мк, в передних рогах спинного мозга — 1 мк. Около 5% клеток мозга имеют два и более акцессорных тельца (Томпсон, Хаггар и Барр — *Tompson, Haggag, Barr*, 1957). Величина гранул полового хроматина равна 1 мк. Часто наблюдали два зернышка полового хроматина, каждое величиной 0,3—0,7 мк (Барр, Бертрам и Линдсей — *Barr, Bertram, Lindsay*, 1950).

Ядрышко имеет большую органическую массу на единицу объема (40—50% концентрации вещества) (Хиден и Ларссон, 1957). Строму ядрышка составляют основные протеины с большим количеством свободных аминокрупп (Хиден, 1943). РНК составляет 0,5% от общей массы ядрышка в спинномозговых ганглиях рыб, 1% — в спинномозговых ганглиях млекопитающих (Хиден — *Hudén*, 1943) и 2% — в ядрышке клеток передних рогов спинного мозга кошки (Нюрнбергер и др., 1952). В супраоптическом ядре гипоталамуса РНК составляет 20% объема ядрышка (Едштром и Ейхнер, 1958).

В слуховом ганглии морских свинок 20% клеток имеют ядрышко, состоящее из РНК, 60% клеток содержат ядрышко, содержащее РНК и ДНК, а 15—20% клеток имеют ядрышки, построенные только из ДНК (Хамбергер и Хиден, 1945).

§ 4. ОТРОСТКИ НЕЙРОНА

ДЕНДРИТ

По своей структуре дендриты мало отличаются от цитоплазмы нейрона (Хартман, 1956; Фернандец-Моран, 1957; Грей, 1959; Палей и Палад, 1955). Однако следует отметить, что упомянутые авторы могли исследовать только начальные участки дендритов, так как ультратонкие срезы не позволяют проследить дендрит на всем его протяжении. В дендритной плазме наблюдались все те же образования, что и в теле клетки, а именно зернистая эндоплазматическая сеть, митохондрии, неврофибриллы. Все эти образования в дендрите модифицируются. Так, отмечено, что каналцы эргастоплазмы принимают в дендрите продольное направление и носят название нейротьюбулы. Их диаметр равен 180 Å (Палей, 1956) или 200 Å (Грей, 1959). Узлы нейротьюбул, т. е. места, где они анастомозируют, достигают величины 0,1—1 мк (де Робертис, 1956). Диаметры гранул в дендрите равны 50—60 Å (Палей, 1956). Митохондрии также принимают вытянутую форму. Более того, меняется внутренняя структура митохондрий. В дендритах локализуется наибольшая энзиматическая активность клетки (Лоури, 1953; Поуп и др. — Pope *et al.*, 1956) и, в частности, очень высока ацетилхолинэстеразная активность (Кёлле — Koelle, 1951, 1955). Количество РНК в дендритах составляет приблизительно 10% от общего количества ее во всей нервной клетке у кролика (Едштром и Хиден, 1960). Особенности тонкой структуры дендритов соответствует своеобразие их электрической деятельности (Бишоп и Клер — Bishop, Clare, 1955).

АКСОН И ЕГО ОБОЛОЧКА

Кардинальными особенностями ультраструктуры аксонов является значительное содержание воды в аксоплазме и продольная ориентировка протофибрилл (Хартман, 1953; Бимз и др., 1952; Шмидт — Schmitt, 1959). В аксоплазме имеются продольно вытянутые частицы, которые, вероятнее всего, являются фиброзными протеинами, составляющими всего 0,07% объема аксона (Хиден, 1960).

Еще раньше при исследовании в поляриметре нерва кальмара было обнаружено, что в этом нерве, почти лишенном оболочки, индекс рефракции составляет 1,57—1,60, что соответствует мицеллярной субстанции протеинового происхождения (Бэр, Янг и Шмитт — Bear, Young, Schmitt, 1937). Эти же авторы показали, что в свежем аксоне 0,3—0,6% объема падает на анизотропные мицеллы. Исследования с помощью электронного микроскопа после механической дисперсии показали, что в аксоплазме ги-

гантского аксона кальмара имеются очень тонкие фибриллы (100—150 Å) неопределенной длины. Эти волокна часто анастомозировали друг с другом.

Де Робертис и Шмитт (1948) нашли, что аксоплазма осевых цилиндров симпатической нервной системы безпозвоночных и позвоночных содержит трубчатые структуры 400—900 Å в диаметре (нейротьюбулы).

В аксоне была обнаружена трехмерная сеть фибрилл толщиной в 100—200 Å (Росца, Морган, Сент-Джорджи и Выков — Rosza, Morgan, Szent-Györgyi, Wykoff, 1950). Предположение, что эти фибриллы представляют собой артефакты, было в дальнейшем опровергнуто. После усовершенствования методики фиксации было доказано, что чем лучше фиксация, тем тоньше эти образования. Бо (Baud, 1950) удалось выявить протофибриллы толщиной 200—300 Å, проходящие параллельно и отделенные друг от друга равномерными промежутками шириной 200—300 Å. Бимз, ван Бремен, Ньюфанг и Эванс (Beams, Breen, Newtang, Evans, 1952) нашли фибриллы толщиной 150 Å. По данным Хартманн (1953), диаметр этих образований равен 100—150 Å, по Торнбургу (Thornburg, 1954) — 80—90 Å, а по Хесс и Лансинг (Hess, Lansing, 1953) — 70 Å.

По современным данным липиды в аксоне составляют 33% сухого остатка. Выявлено, что специфическим ферментом аксона является ацетилхолинэстераза (Джиакобини — Giacobini, 1959) и что ее активность является наивысшей в клетках передних рогов спинного мозга и наименьшей в симпатических ганглиях.

Физиологическая роль протофибрилл еще недостаточно ясна; предполагают, что они либо участвуют в процессах проведения импульса по нерву, либо играют опорную роль, создавая внутренний скелет аксона, утолщаясь в перехватах Ранвье (Бо и Перно — Baud et Pernaux, 1951). Существует предположение, что протофибриллы являются результатом взаимодействия глобулярных протеинов. По расчетам Левина и Даусона (Levin, Dawson, 1951) на расстоянии 500 Å и меньше частицы глобулярных протеинов могут взаимодействовать друг с другом и превращаться в цепочки и мицеллы протофибрилл.

Очень подробно были исследованы оболочки нервов в связи с их особой ролью в теориях проведения и передачи нервного импульса.

Фернандец-Моран (1957), подробно исследовавший мембрану, одевающую аксон (невриллему), считал, что она представляет собой сеть тончайших фибрилл 100—200 Å в диаметре, пересекающихся в продольном направлении. Хесс и Лансинг (1955) и др. поддержали концепцию Фернандец-Морана о сетевой неврилемме. Можно думать, что неврилемма представляет собой тонкую ионную решетку, в которой происходит перенос электронов по сложным полипептидным цепям (Шмитт,

1959). По Шестранду мембрана аксона состоит из 2—3 слоев толщиной в 60—75 Å. При фиксации в KMnO_4 обычно наблюдается три слоя мембраны, каждая из которых имеет диаметр 25 Å. При исследовании структуры миелиновой оболочки оказалось, что в ней чередуются слои липидных молекул со слоями протеиновых молекул. При этом липидные молекулы образуют радиальный часток, а цепи белковых молекул располагаются тангенциально к поверхности волокна. Один слой миелина, по данным различных авторов, имеет разную толщину: 80 Å (Фернандец-Моран, 1950), 119 Å (Шестранд, 1953) и даже 162 Å (Финеан, Шестранд и Штенман — Finean, Sjöstrand, Stenhamm, 1953).

Посредством поляризационного метода установлено, что переход от мягкотных волокон к безмякотным весьма постепенен. Волокна отличаются между собой не только по толщине миелиновой оболочки, но и по относительной величине липидного и протеинового компонентов.

Каждый осмиофильный слой миелиновой оболочки имеет толщину равную 25 Å, а промежутки между ними составляют 80—95 Å, причем этот промежуток делится светло-серой полосой на два полупериода. Миелиновая оболочка возникает как мембранная составная часть шванновской клетки; процесс миелинеза начинается со спиралеобразного закручивания наружной части оболочки шванновской клетки вокруг аксона. Один слой осмиофильного вещества миелина имеет толщину, равную 25 Å, а оболочка шванновской клетки — 60 Å (Герен, 1954).

Петерс и Мюир (Peters, Muir, 1959) показали, что шванновские клетки первоначально прилежат к целому пучку аксонов, а затем начинается проникновение цитоплазмы шванновской клетки внутрь пучка аксонов. Таким образом, каждый аксон как бы инвагинируется в тело шванновской клетки, наружная мембрана которой образует мезаксон. Число аксонов, охваченных одной шванновской клеткой, варьирует от 1 до 15. При этом пучок разбивается на ряд более мелких пучков до тех пор, пока каждое волокно не охватывается своей шванновской клеткой. Только после этого начинается процесс накручивания миелиновой оболочки на аксон. Было показано, что у крысы на следующий день после рождения оболочка состоит из 2—4 слоев миелина, а к 17-дню после рождения количество слоев возрастает в 2—3 раза. В коре слои миелина образуются при помощи отростков олигодендроглии, которая, как показал Рихтер (Richter, 1955), играет значительную роль в синтезе фосфолипидов.

У взрослой крысы количество слоев миелина в мягкой оболочке варьирует в широких пределах (Фернандец-Моран, 1957). Таким образом, все нервные волокна сопровождаются сателлитными клетками, обладающими липидно-протеиновыми мембра-

нами. Эти мембраны являются своеобразной молекулярной защитой аксона. Миелиновая оболочка с ее спиралеобразной щелью, видимо, также приспособлена для обмена веществ.

§ 5. СИНАПСЫ

Несмотря на большое морфологическое разнообразие контактных аппаратов в нервной системе, им свойственны и некоторые общие признаки структуры.

Следует прежде всего выделить признаки пресинаптических терминалей и постсинаптических поверхностей. Свойства последних образований мало исследованы. Постсинаптические мембраны обладают заметным утолщением (оболочка тела или дендрита клетки, в том месте, где к ней подходит пресинаптическое волокно). Пресинаптические терминали ограничены особой мембраной, образующей овальный или круглый профиль, внутри которого находятся митохондрии (их число варьирует от 1 до 9—10). Постоянным компонентом синаптической терминали являются многочисленные микровезикулы с циркулярным или аннулярным профилем диаметром 150—750 Å. Эти пузырьки обычно скапливаются у пресинаптической мембраны. Их диаметр мало варьирует внутри одного и того же синапса и тесно связан с его митохондриальным аппаратом. В синаптических пучках имеются трубочки или протофибриллы. Между пре- и постсинаптическими мембранами, как правило, имеется промежуток диаметром 100—200 Å. Иногда в этот промежуток проникает глиальный отросток (Палей, 1956; де Робертис, 1956, 1953; Грей, 1959). Предполагают (де Кастильо и Катц — De Castillio, Katz, 1955) наличие в синаптических пучках квантов медиаторных веществ типа ацетилхолина, либо его прекурсора. Синаптические везикулы могут содержать от нескольких сот до нескольких тысяч молекул ацетилхолина, что полностью совпадает с этой гипотезой. Кроме того, пузырьки могут, видимо, содержать и антагонисты ацетилхолина. Описаны пузырьки, образующие гроздевидные скопления вблизи пресинаптической мембраны, где они часто лопаются, и на снимках доказан переход вещества микровезикул через пресинаптическую мембрану и далее в постсинаптическое пространство (де Робертис, 1955; Палей, 1956; Фернандес-Моран, 1957).

Еще в 1957 г. Шульц, Майнард и Пиз подвергли сомнению возможность найти на электронных микроскопических снимках различие между аксо-соматическими и аксо-дендритическими синапсами. Однако Грей (1959) показал в своей работе, что аксо-соматические и аксо-дендритические синапсы хорошо выявляются на электроннограммах при адекватной фиксации. В аксо-соматических синапсах пре- и постсинаптические мембраны одинаковы по толщине, утолщение мембран в месте кон-

такта очень незначительно как по толщине, так и по протяжению. В аксо-дендритических синапсах пресинаптическая мембрана значительно тоньше, чем постсинаптическая мембрана. Утолщение в месте контакта обеих мембран занимает 70—100% поверхности соприкосновения. Контакты возможны не только на «головке» шипика, но и на его «шейке». В шипиках имеется особый spine apparatus, который представляет собой ряд полостей или карманов с чередующимися полосками осмиофильного вещества. Это образование по своим размерам напоминает митохондрии. Вокруг него расположены многочисленные микровезикулы.

Паппас и Пурпура (Pappas, Purpura, 1961) подтвердили данные Грея относительно наличия особых выростов на дендритах, гомологизируемых с шипиками. Однако эти авторы полагают, что spine apparatus встречается в шипиках очень редко. Кроме того, в том же исследовании показано наличие тончайших продолжений дендритных отростков (менее 0,03 мк в диаметре). Грей нашел, что 48% корковых синапсов полностью лишены митохондрий, 43% содержат одну митохондрию и только 8% — две митохондрии, а 1% — четыре. Из сопоставлений этих данных с исследованиями Палея (1956) следует, что корковые синапсы резко отличаются от синапсов в других отделах ц. н. с. не только своими малыми размерами, но и по содержанию митохондрий.

§ 6. ВЕЛИЧИНЫ МЕЖКЛЕТОЧНЫХ ПРОМЕЖУТКОВ И КОНСТРУКЦИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Давние споры нейронистов (Кахал, 1909—1914; Суханов, 1896; Лоренто де Но — Lorento de No, 1937) и антинейронистов (Гольджи — Golgi, 1902; Бете — Bethe, 1904; Гельд — Held, 1909) получили в недавнее время совершенно новое освещение, благодаря применению электронной микроскопии в неврологии. Гесс и Бауер (Hess, Bauer, 1955) полагали, что основные нервные процессы разыгрываются не в нейронах, а в так называемом нейропиле или межклеточном веществе, которое Гесс назвал «мозгом в мозге». Основываясь на данных Экономо и Коскинаса (1929), а также на работах Хауга (1953), Гесс утверждал, что поскольку основным направлением эволюционного развития мозга является «разрежение» (уменьшение количества клеток в единице объема ткани), нейроны сами по себе не определяют качественных особенностей нервной системы. Эти положения Гесса возрождают, таким образом, на современном этапе взгляды антинейронистов. Однако новые методы исследования и, в первую очередь, электронная микроскопия убедительно доказывают истинность нейронной теории, поскольку выявлено, что на субмикроскопическом уровне нет взаимопроникновения нейронов, а имеет место связь с помощью касания. То пространство

между нейронами, которому Гесс отводит столь большое место в своей гипотезе, оказалось заполненным отростками контактирующих нейронов, глией и сосудами. В этой связи следует обратить внимание на вопрос о количестве синапсов в центральной нервной системе. До сих пор его определяли по импрегнированным препаратам, выявлявшим сравнительно небольшое число синаптических пуговок. Электронная микроскопия показывает значительно большее их количество и, что особенно важно, выявляет качественные особенности контактов разных типов.

Электронно-микроскопические исследования разъяснили вопрос об экстрацеллюлярных пространствах между нейронами.

Эллиот и Паппиус (1956), Эллиот (1955) нашли, что сахара и тиоцинат могут быть использованы для измерения истинных экстрацеллюлярных пространств, потому что они не включаются в цитоплазму нервной клетки. Между клетками и их отростками были обнаружены только щели просветом 100—200 Å (Демпси и Люс — Dempsy, Luse, 1958). Таким образом, «экстрацеллюлярное пространство» представляет собой систему субмикроскопических щелей, разделяющих пре- и постсинаптические мембраны. Объем этой системы щелей может быть очень велик и по некоторым данным составляет 35% объема серого вещества (Лоури, 1954; Вудбери — Woodbury, 1957; Поп и Гесс, 1957). Однако Хористман (Horstmann, 1962) отводит межклеточным промежуткам в сером веществе мозга всего 5—7%, а в белом до 15% (см. табл. 22). Этот объем вполне достаточен для циркуляции воднорастворимых веществ в ткани мозга. Даже при увеличении содержания воды в мозге на 50% размер экстрацеллюлярных промежутков увеличится всего на 15% (Хиден, 1960). Существуют и другие данные, показывающие, что при искусственном набухании мозга (при выдерживании кусочков мозга в воде) основная часть жидкости поглощается астроцитами и олигодендроцитами (Демпси и Вислоцкий — Dempsy, Wislocki, 1957). Поэтому сам термин «экстрацеллюлярная жидкость» и «пространство» и т. п. Хиден (1960) склонен считать семантической ошибкой.

Глава III

СПИННОЙ МОЗГ

§ 1. ВЕС, ДЛИНА, ОБЪЕМ И ДИАМЕТР ПОПЕРЕЧНОГО СЕЧЕНИЯ

Человек. Вес спинного мозга по данным Байстроки (Baistroschi, 1884), который произвел измерения в 36 наблюдениях, равен в среднем 27,2 г. Е. П. Кононова (1955) приводит значительно более высокий вес: от 34 до 38 г.

Относительный вес спинного мозга, т. е. отношение веса спинного мозга к весу головного мозга, у человека значительно ниже, чем у животных, см. табл. 23. По данным Маршалла (Marshall, 1892), вес спинного мозга составляет всего 2,06 % головного мозга.

Объем спинного мозга взрослого человека равен по данным Дональдсона и Дэвиса (Donaldson, Davis, 1903), которые произвели измерения в 4 наблюдениях, $27,6 \text{ см}^3$; по Фирордту (Vierordt, 1906) — 33 см^3 , а по Е. П. Кононовой (1955) — 39 см^3 . Лассек и Расмуссен (Lassek, Rasmussen, 1938) нашли объем спинного мозга взрослого человека в среднем из 6 наблюдений равным $28,14 \text{ см}^3$, из них объем шейных сегментов составляет $9,29 \text{ см}^3$, грудных — $14,32 \text{ см}^3$, поясничных — $2,3 \text{ см}^3$ и крестцовых — $1,2 \text{ см}^3$. Объем серого вещества равен $5,01 \text{ см}^3$ или 17,8 % объема всего спинного мозга. Из $5,01 \text{ см}^3$ на шейный отдел спинного мозга приходится $1,78 \text{ см}^3$ серого вещества, на грудной отдел — $1,71 \text{ см}^3$, на поясничный — $1,03 \text{ см}^3$ ■ на крестцовый — $0,48 \text{ см}^3$.

Удельный вес спинного мозга равен 1,034 (Е. П. Кононова, 1955).

По Каммермейеру (1955), который обследовал спинной мозг 10 человек, у мужчин объем спинного мозга больше, чем у женщин в шейном и поясничном отделах на 30 %, а в грудном на 14,5 %.

Отношение длины спинного мозга к длине позвоночника равно 65 : 100 (Фирорт, 1906). Длина конуса, т. е. части спинного мозга, расположенной ниже границы между V крестцовым сег-

ментом и копчиковыми сегментами, равна 1 см. Длина *filum terminale internum* равна 16 см, длина *filum terminale externum* — 8 см.

Длина спинного мозга в процентах к длине тела составляет у мужчин 26,4%, женщин — 26,2% (Мак-Коттер — Mc-Cotter, 1916).

Длина спинного мозга составляет в среднем 43,4 см по Мак-Коттеру (1916) или 40,97 см (без копчиковых сегментов) по измерениям Лассека и Расмуссена (1938), колеблется от 40 до 45 см по Эллиот (Elliott, 1945) или от 36,2 до 45,7 см по данным Перезе и Фракассо (Perese, Fracasso, 1959). У мужчин длина спинного мозга по данным, приведенным Е. П. Кононовой (1955), больше, чем у женщин (45 и 41—42 см).

На шейные сегменты приходится 23,2% длины спинного мозга, на грудные — 56,4%, на поясничные — 13,1% и на крестцовые — 7,3%; копчиковые сегменты не были учтены при измерении длины (Лассек и Расмуссен, 1938).

Диаметр поперечного сечения спинного мозга на уровне II шейного сегмента в 30 наблюдениях колебался от 10 до 14 мм, а на уровне VI шейного сегмента — от 11,5 до 14,5 мм (Перезе и Фракассо, 1959). Диаметры на уровне шейного утолщения равны 9×13 мм по Тилни и Рили (Tilney, Riley, 1938). Наибольший диаметр на уровне шейных сегментов равен 13—14 мм (Е. П. Кононова).

Диаметры спинного мозга на границе между V и VI шейными сегментами в среднем из 28 наблюдений равны 7×13,2 мм (по Эллиот), а на уровне грудных сегментов — 9×13 мм (по Тилни и Рили); на уровне I поясничного сегмента диаметр колеблется от 8 до 12 мм (по Перезе и Фракассе). На уровне наиболее широкого участка поясничного отдела спинного мозга между V поясничным и I крестцовым сегментами диаметры в среднем из 98 наблюдений были равны 9,6×8,0 мм (Эллиот).

Лассек и Расмуссен на материале 98 наблюдений не обнаружили зависимости величины диаметра и площади сечения спинного мозга у взрослого человека от возраста, пола, веса тела и расовой принадлежности.

Развитие спинного мозга у человека. Вес спинного мозга у человека по отношению к весу тела уменьшается от 0,35% у плода в возрасте 3,9 месяцев до 0,08% у новорожденного.

После рождения длина спинного мозга возрастает в 2,7 раз. Больше других отделов возрастает длина грудных сегментов (в 3 раза), меньше возрастает длина шейных и поясничных сегментов (в 2,4 раза) и меньше всего возрастает длина крестцовых сегментов (в 2 раза).

Объем серого вещества спинного мозга после рождения увеличивается в 5 раз, при этом объем серого вещества грудных

сегментов возрастает ■ 6,5 раза, шейных — в 4,5 раза, поясничных — в 4,5 раза ■ крестцовых — в 3,5 раза.

Объем белого вещества спинного мозга возрастает после рождения в 14 раз, при этом объем белого вещества грудных сегментов возрастает в 20 раз, шейных — в 11 раз, поясничных — в 10,6 раза и крестцовых — в 8 раз.

Соотношение между объемом серого и белого вещества у новорожденного (в среднем из 6 наблюдений) равно 1:1,6, а у взрослого (также в среднем из 6 наблюдений) — 1:4,1 (табл. 24). У новорожденного отношение длины спинного мозга к длине тела равно 1:3,2, а у взрослого человека — 1:4,1 (Лассек и Расмуссен, 1938). Площадь поперечного сечения серого вещества спинного мозга возрастает от новорожденного до взрослого с 0,079 до 0,155 см², а площадь поперечного сечения белого вещества — с 0,103 до 0,496 см² (табл. 25).

До рождения от 3,9 до 10 лунных месяцев объем спинного мозга увеличивается в 9,9 раза. Соотношение между объемом серого и белого вещества падает от 1:0,8 в возрасте 3,9 месяцев до 1:1 ■ в возрасте 5,3 месяца и до 1:1,6 у новорожденного (Лассек и Расмуссен, 1939).

Таким образом, по Лассеку и Расмуссену, объем белого вещества с возрастом увеличивается больше, чем объем серого вещества. О том же свидетельствуют произведенные в середине прошлого века Штиллингом и приведенные Фирортом (1906) измерения процентного содержания серого и белого вещества у детей различного возраста и у взрослого: содержание серого вещества в 31-м сегменте спинного мозга у детей в возрасте от 1 до 5 лет колеблется от 29 до 31%, а у взрослого равно 22%.

Собака. Длина спинного мозга равна от 43 до 60,5 см, в среднем — 51,9 см, у собак, у которых длина позвоночника колеблется от 50,0 до 66,5 см и составляет в среднем 58,1 см (Г. Д. Бурдей, 1960).

Длина и диаметр отдельных сегментов спинного мозга, а также длина спинномозговых корешков приведены в табл. 26. Длина спинного мозга равна у самцов 63,4 и у самок 62,5% нозо-анального расстояния (Латимер, 1955).

Кошка. Каммермейер (1955) на материале 33 наблюдений нашел, что у кошек объем спинного мозга является функцией логарифма веса тела; объем спинного мозга у самцов на 15% больше его объема у самок.

Вес спинного мозга у кошки, у которой головной мозг весит 29 г, равен 7,5 г (М. А. Гремяцкий, 1950).

Длина спинного мозга колеблется от 30,5 до 39,5 см, составляя ■ в среднем 34,0 см (Г. Д. Бурдей, 1960). Длина и диаметр отдельных сегментов приведены в табл. 27.

Копытные. Площадь серого и белого вещества на разных уровнях спинного мозга у ряда представителей парнокопытных

исследовал Ж. С. Садыков (1963). Масса белого вещества спинного мозга постепенно уменьшается в каудальном направлении.

Однако, как видно из табл. 28, на уровне шейного и поясничного утолщений эта закономерность нарушается. Площадь сечения серого вещества на уровне поясничного утолщения больше, чем площадь, занимаемая серым веществом на уровне шейного утолщения (особенно у марала) (табл. 29). Этот факт стоит в связи с преобладанием у обследованных животных двигательной активности задних конечностей по сравнению с активностью передних конечностей.

Кролик. Длина спинного мозга равна 27—29 см, его вес — около 4 г. Вес спинного мозга у 50 самцов в среднем был равен 3,9 г, а у 50 самок — 4,29 г. Длина спинного мозга у самцов была в среднем равна 27,65 см, а у самок — 28,83 см. Разница между весом и длиной спинного мозга у самцов и самок, как показала статистическая обработка материала, была не существенна. Длина спинного мозга относительно назо-анального расстояния у самцов оказалась несколько больше, чем у самок (69,9 и 60,7% по данным Латимера, 1955).

Морская свинка. Вес спинного мозга в среднем у 100 самцов равен 1,1249 г, квадратическое отклонение — 0,11 г, коэффициент вариации — $10,07 \pm 0,48$.

Длина спинного мозга (в среднем у 100 самцов) равна 16,3 см, квадратическое отклонение — 6,43 мм, коэффициент вариации — $3,95 \pm 0,19$. Длина спинного мозга составляет 52,7% назо-анального расстояния (Латимер, 1950).

Белая мышь. Длина шейного отдела спинного мозга увеличивается от рождения до 120-го дня жизни с 1,8 до 7,0 мм. Объем серого вещества шейного отдела от 1,9 мм³ у однодневной мыши увеличивается до 7,9 мм³ у 30-дневной мыши и затем больше не увеличивается. Объем белого вещества того же отдела спинного мозга увеличивается от 0,7 у однодневной мыши до 3,5 мм³ у 30-дневной, но в противоположность серому веществу продолжает увеличиваться после этого срока и достигает у 120-дневной мыши объема, равного 6,1 мм³ (Сакла — Sakla, 1959).

§ 2. СПИННОМОЗГОВЫЕ УЗЛЫ

Человек. Количество клеток в спинномозговых узлах (по Давенпорту и Боте — Davenport, Bothe, 1934) составляет около 50 000 в каждом шейном и поясничном узле, около 25 000 в каждом грудном узле и около 3500 в V крестцовом узле. Количество клеток в спинномозговых узлах в общем соответствует количеству осевых цилиндров в задних корешках спинного мозга, как это видно из табл. 30, на которой представлены результаты подсчетов клеток и волокон у женщины 45 лет, умершей от рака матки.

Подсчеты количества клеток в VIII и IX грудных спинномозговых узлах, произведенные Гарднером (Gardner, 1940) и 31 наблюдении, свидетельствуют об уменьшении количества клеток от 50 до 90 лет на 30,3% (табл. 31), а также о весьма большой индивидуальной изменчивости количества клеток в спинномозговых узлах. Все же результаты исследования количества клеток в IX грудном сегменте, по данным Гарднера и Давенпорта, довольно близко совпали.

Чувствительные клетки спинномозговых узлов располагаются не только в пределах самих узлов, но и между волокнами задних спинномозговых корешков на всем их протяжении до вступления в спинной мозг. Количество клеток в одном из пояснично-крестцовых корешков колеблется от 0 до 600 (!), по данным А. К. Покотиленко (1958).

Количество ганглиозных клеток в задних корешках на протяжении между спинным мозгом и спинномозговым узлом по Петерсу (Peters, 1940) в каждом из шейных, грудных или поясничных сегментов колеблется от 3 до 58 (табл. 32). Эти клетки, как указывает Петерс, во всех отношениях сходны с клетками спинномозговых узлов и, вероятно, несут ту же функцию. Наличие сравнительно большого количества клеток в самих задних корешках может объяснить, почему перерезка задних корешков при болевом синдроме, например при herpes zoster, в некоторых случаях не достигает цели.

Кошка. Количество ганглиозных клеток в каждом из спинномозговых грудных узлов редко превышает 7000 (Дункан и Кизер — Duncan, Keyser, 1936).

Количество клеток в поясничных и крестцовых спинномозговых узлах, по Хинси, Круппу и Ламону (Hinsey, Krupp, Lahmon, 1937), значительно больше и равно в каждом из них от 15 680 до 24 360.

Белая крыса. У белых крыс, как и у других животных, обнаружена значительная индивидуальная изменчивость количества клеток в спинномозговых узлах (Галл и Шнейдерган — Hall, Schneiderhan, 1945).

У крыс, у которых во внутриутробном периоде (за 5—7 дней до рождения) ампутировали одну переднюю лапу, количество клеток в шейных и I грудном спинномозговых узлах на той же стороне ко времени рождения уменьшалось (табл. 33). В особенности резко (на 65,7%) уменьшалось количество клеток в VIII шейном узле.

Размеры ядра у клеток различной величины в шейном спинномозговом узле изучал Гатаи (Hatai, 1902). Средний диаметр клетки II шейного спинномозгового узла оказался равным 28,6 мк, средний диаметр ядра — 13,1 мк. Чем крупнее клетка, тем относительно меньше места в ней занимало ядро (табл. 34).

Серая крыса. Количество клеток в грудном спинномозговом узле в 8 наблюдениях колебалось от 4757 до 7286, составляя в среднем 5795 (Каванаф — Cavanaugh, 1951).

§ 3. СПИННОМОЗГОВЫЕ КОРЕШКИ И ПОГРАНИЧНЫЙ СИМПАТИЧЕСКИЙ СТВОЛ

ЗАДНИЕ КОРЕШКИ

Человек. Общее количество волокон (мякотных и безмякотных) во всех задних корешках равно 653 657 (Зуберто — Suberto; цит. по В. Г. Слинко 1952). Агдур (1934), пользуясь методикой импрегнации серебром, нашел у мужчины 30 лет слева 925 777 волокон и справа 1142 456 волокон, из них в корешках шейного утолщения слева 283 698 и справа 301 262, в грудных корешках (со II по XII) слева 205 691 и справа 221 902, а в корешках поясничного утолщения (с I поясничного по III крестцовый) слева 389 631 и справа 463 514 волокон. Несколько меньшее количество волокон тем же автором было найдено у мужчины 53 лет в левых задних корешках, а именно — 191 049 волокон в корешках грудных сегментов и 377 782 волокна в корешках пояснично-крестцовых.

Общее количество волокон (мякотных и безмякотных) доходит до 57 500 в III поясничном и до 61 000 в VI шейном заднем корешке. Безмякотных волокон в грудных и крестцовых корешках больше, чем в шейных и поясничных корешках. В IX грудном и в крестцовых корешках безмякотных волокон даже больше, чем мякотных (см. табл. 30). Вопрос об относительном количестве мякотных и безмякотных волокон приобретает особый интерес в связи с тем, что безмякотные волокна в спинномозговых корешках у взрослого рассматриваются как парасимпатические (Хинси и Гассер — Hinsey, Gasser, 1930).

В периферических нервах относительное количество безмякотных волокон больше, чем в спинномозговых корешках; так, в *nervus cutaneus femoris lateralis* у человека на 1000 мякотных волокон приходится 4250 безмякотных волокон, в *ramus cutaneus nervi intercostalis III* на 1000 мякотных приходится 1474 безмякотных волокон. Увеличение количества безмякотных волокон в периферических нервах по сравнению с их количеством в спинномозговых корешках объясняется тем, что часть безмякотных волокон в периферические нервы приносится из симпатической нервной системы, а также тем, что часть волокон теряет в нервах миелиновую оболочку или отдает коллатерали, лишенные миелина (Дэвенпорт и Боте, 1934).

Данные о количестве мякотных волокон в задних корешках у Ингберта (Ingbert, 1903), Курэ (Kure, 1929; цит. по Дэвенпорту и Боте, 1934) и у Дэвенпорта и Боте (1934) в общем хорошо сходятся между собой (табл. 35).

Индивидуальная изменчивость количества мягкотных волокон в одном и том же корешке чрезвычайно велика (табл. 36). В крайнем случае разница между двумя людьми по количеству волокон и в одном и том же шейном корешке достигала 22 936, а разница между количеством волокон в правом и левом корешке шейного утолщения одного и того же спинного мозга может достигать поистине удивительных размеров. Так, у одного лица в левом VI шейном заднем корешке оказалось 32 533 волокна, а в правом 17 130 волокон, по данным В. Г. Виноградовой (1963). Не менее велика индивидуальная изменчивость и асимметрия количества волокон в задних корешках поясничного утолщения спинного мозга по данным А. Г. Михайлова и С. С. Михайлова (1960 и 1963) (табл. 37). Особенно велика оказалась индивидуальная изменчивость количества волокон в задних крестцовых корешках: во II крестцовом корешке в серии наблюдений количество волокон колебалось от 5000 до 29 400 (!) и в III крестцовом — от 4000 до 20 000 (!). Общее количество мягкотных волокон в задних корешках поясничного утолщения (от T_{XII} до S_{IV}) на препаратах спинного мозга, взятых от 5 трупов, колебалось в меньших пределах — справа от 167 700 до 232 673, слева — от 154 528 до 234 641.

Значительную изменчивость количества мягкотных волокон в грудных корешках нашел Гарднер (1940) (табл. 38).

При подсчете количества мягкотных волокон в спинномозговых корешках у человека от новорожденного до взрослого Корбин и Гарднер (Corbin, Gardner, 1937) нашли, что в течение первых 10 лет после рождения количество волокон увеличивается. Это увеличение объясняется прогрессирующей миелинизацией, но может также зависеть от увеличения числа осевых цилиндров. Между третьим и девятым десятилетием количество мягкотных волокон падает на 32%.

Количество волокон в спинномозговых корешках, особенно после 50 лет, падает на 22—27%, как полагает Гарднер (1940), в связи с исчезновением ганглиозных клеток в спинномозговых узлах (табл. 39).

В задних корешках содержатся волокна диаметром от 1 до 6 мк и больше. Количество волокон диаметром от 1 до 3 мк колеблется от 19,2 до 45%, диаметром от 3 до 5 мк — от 22,0 до 40,6%, диаметром 6 мк и более — от 24,7 до 42,2% (Рексед, Сурандер — Rexed, Sourander, 1949).

В исследованиях задних и передних корешков шейного утолщения В. Г. Виноградовой (1963) и поясничного утолщения А. Г. Михайловым и С. С. Михайловым (1963) выявлена большая изменчивость процентного содержания мягкотных волокон различного диаметра. Диаметр волокон колебался от 1 до 21 мк. При этом волокна диаметром свыше 15 мк встречались очень редко.

Подсчет мякотных волокон различного диаметра в корешках шейного утолщения спинного мозга, произведенный В. Г. Виноградовой (1963), выявил изменчивость соотношения между количеством волокон различного диаметра. Так, в задних корешках количество мякотных волокон диаметром до 3 мк в серии наблюдений колебалось от 17 до 71%, от 3 до 5 мк — от 3,7 до 28,1%, от 5 до 10 мк — от 18 до 70% и волокон свыше 10 мк — от 0 до 33,7%.

Обезьяны. Количество волокон в задних копчиковых корешках по выходе из спинного мозга не превышает 2000 и по направлению от спинного мозга к спинномозговому узлу увеличивается (Кашивамура и Одахи, 1936; цит. по Свенсону, 1948) (табл. 40).

Возрастание количества волокон в задних корешках по направлению от спинного мозга к межпозвоночному узлу можно объяснить, исходя из представления Кен-Куре, согласно которому большая часть тонких волокон в задних корешках спинного мозга происходит из клеток, заложенных в спинном мозгу, а не из клеток, расположенных в спинномозговых узлах. Эти волокна могут на своем пути от спинного мозга к межпозвоночному узлу разветвляться, поэтому вблизи последнего их оказывается больше, чем по выходе из спинного мозга. Однако Гранит и Рексед (Granit, Rexed, 1943) пришли к заключению, что нет никаких достоверных, ни анатомических, ни физиологических доказательств того, что сколько-нибудь существенная часть волокон проходит в задних корешках в центрофугальном направлении.

Собака. Количество импрегнированных серебром волокон в левых задних корешках у собаки 3,5 лет, а также левых и правых задних корешках у собаки 6 лет подсчитал Агдур (1920 и 1934). Общее количество волокон, т. е. количество мякотных и безмякотных волокон во всех спинальных корешках, колебалось от 278 879 до 393 489. Из них в корешках шейного утолщения ($C_{IV} - C_{VIII}$ и T_I) находилось от 77 756 до 122 855 волокон, в корешках грудных сегментов (с II по $XIII$) — от 64 016 до 100 484 волокон и в корешках поясничного утолщения ($L_I - L_{VII}$ и $S_I - S_{III}$) — от 105 138 до 135 738 волокон.

Щенки. Количество мякотных и безмякотных волокон во всех левых спинальных корешках у 3 щенков (в возрасте 6, 17 и 60 дней) колебалось от 226 224 до 245 089, из них в шейных сегментах ($C_I - C_{VIII}$) — от 70 043 до 79 500, в корешках грудных сегментов (с T_I по T_{XIII}) — от 62 680 до 75 780, и корешках поясничных, крестцовых и копчиковых сегментов — от 84 084 до 100 467 волокон (Агдур, 1920 и 1934).

Кошка. Имеются сведения только о месте окончания волокон, вступающих в спинной мозг через задние корешки: 25% волокон

достигают переключательных ядер продолговатого мозга, 25% заканчиваются в двух сегментах спинного мозга, ближайших к тому сегменту, через который волокна вступают в спинной мозг; 50% заканчиваются в области клеток заднего рога и задней серой спайки того же сегмента (Глис и Соулер — Glees, Souler, 1951).

Кролик. Количество мягкотных волокон в одном из задних поясничных корешков оказалось равным: у спинного мозга — 6830, у спинномозгового узла — 6754; в одном из крестцовых корешков — у спинного мозга 3119 и у спинномозгового узла 3366, в другом крестцовом корешке — соответственно 5780 и 5953. Таким образом, в заднем поясничном корешке не было обнаружено увеличения количества мягкотных волокон в дистальном отделе заднего корешка по сравнению с его проксимальным отделом. Эти данные были получены Свенсоном (1948) с помощью методики Альцгеймера — Манна. Автор объясняет свое противоречие с литературными данными тем, что он пользовался более совершенной методикой для выявления мягкотных волокон. Волокна в проксимальном отделе заднего корешка содержат меньше миелина, чем в его дистальном отделе, поэтому, если тонкие мягкотные волокна не выявляются, создается впечатление, что их количество увеличивается в дистальном направлении.

Крыса. Общее количество (мягкотных и безмякотных) волокон во всех левых задних корешках у самца весом 415 г было равно 94 109. Из них в корешках шейного утолщения ($C_v - C_{vIII}$ и T_I) находилось 19 156 волокон, в грудных корешках ($co II$ по $XIII$) — 29 264 и 24 012 волокон и в корешках поясничного утолщения ($L_I - L_{VI}$ и $S_I - S_{III}$) — 33 014 волокон. Во всех левых задних корешках у самки весом 220 г было найдено 78 466 волокон. Общее количество волокон во всех левых задних корешках у крысят в возрасте 10 дней было равно 52 469, у крысят в возрасте 20 дней — 61 338 волокон, в возрасте 30 дней — 57 240 волокон, в среднем у крысят в возрасте от 10 до 30 дней во всех левых задних корешках было найдено 56 682 волокна, из них в корешках шейного утолщения — 12 784, грудных корешках — 13 632 и в корешках поясничного утолщения — 16 313 волокон (Адгур, 1920).

Количество клеток в спинномозговых узлах больше количества мягкотных волокон в задних корешках (табл. 41). Этот факт объясняется тем, что даже у взрослых крыс как задние, так и передние корешки содержат большое количество безмякотных волокон.

У взрослых крыс находят несколько больше клеток в спинномозговых узлах, чем у более молодых (табл. 42), потому что, как полагает Доналдсон, очень мелкие клетки у молодых животных пропускают при подсчете.

В...
кон в...
1908...
4028...
количество...
(табл. 43).
(Ranson, 1906)
шей.
Диаметр...
в... (табл. 43).
шли Доналдсон и Натс...
исходит параллельно...
вых узлов (табл. 44).
Белая мышь...
всех левых задних...
волокон (мягкотных и безмякотных)...
В корешках шейного...
состоит 9800 волокон, в грудных...
кон и в корешках поясничного...
Sp) — около 16 000 — 17 000...
Крот. У 7 кротов длиной...
локон (мягкотных и безмякотных)...
мозговых корешках в среднем...
номозговом нерве, иннервирующем...
лось 2948 волокон, спинномозговых...
волокон и в IX и X спинных...
нижнюю конечность, находилось...
Голубь. В заднем корешке...
было найдено 904 волокна (Г...
Лягушка. Количество мягкотных...
возрастает по направлению от...
узлам на 1—8%. Возрастает по...
них волокон (Хардести — Hardes...
Количество мягкотных волокон...
вых и левых, у лягушки весом...
тано по Бирге — Birge, 1882; С...
Человек. Общее количество...
равно 203 700 (Зуберто...
а у мужчины 30 лет оказалось...
228 862 (Адгур, 1934; импрегнация...
Количество волокон (мягкотных...
30 лет в корешках шейного утол...
равно слева 40 667 и справа 57 0...
С. М. Билибин

В то время как количество клеток в спинномозговых узлах с возрастом почти не увеличивается, количество мягкотных волокон в задних корешках с возрастом значительно нарастает — от 1998 волокон в VI грудном корешке у крысы весом 10,3 г до 4028 волокон у крысы весом 264,3 г. Еще больше увеличивается количество волокон в IV грудном и II поясничном корешке (табл. 43). Это увеличение количества мягкотных волокон Рэнсон (Ranson, 1906) связывал и с прогрессирующей миелинизацией.

Диаметр волокон задних корешков с возрастом увеличивается (табл. 43), и это увеличение диаметра волокон, как нашли Доналдсон и Нагасака (Donaldson, Nagasaka, 1918), происходит параллельно увеличению размеров клеток спинномозговых узлов (табл. 44).

Белая мышь. У одной белой мыши в возрасте 500 дней во всех левых задних спинномозговых корешках оказалось 45 880 волокон (мягкотных и безмякотных), у другой — 48 399 волокон. В корешках шейного утолщения ($C_V - C_{VIII}$ и T_I) находилось около 9800 волокон, в грудных корешках — около 14 000 волокон и в корешках поясничного утолщения ($L_I - L_{VI}$ и $S_I - S_{III}$) — около 16 000 — 17 000 волокон (Агдур, 1934).

Крот. У 7 кротов длиной тела от 58 до 94 мм количество волокон (мягкотных и безмякотных) во всех левых задних спинномозговых корешках в среднем было равно 8245, из них в III спинномозговом нерве, иннервирующем верхнюю конечность, находилось 2948 волокон, спинномозговых нервах с IV по VIII — 2244 волокна и в IX и X спинномозговых нервах, иннервирующих нижнюю конечность, находилось 2603 волокна (Агдур, 1920).

Голубь. В заднем корешке 22-го сегмента спинного мозга было найдено 904 волокна (Граф, 1956).

Лягушка. Количество мягкотных волокон в задних корешках возрастает по направлению от спинного мозга к спинномозговым узлам на 1—8%. Возрастает по преимуществу количество тонких волокон (Хардести — Hardesty, 1899).

Количество мягкотных волокон во всех задних корешках, правых и левых, у лягушки весом 63 г было равно 10 670 (подсчитано по Бирге — Birge, 1882; Сильвером — Silver, 1942).

ПЕРЕДНИЕ КОРЕШКИ

Человек. Общее количество волокон во всех передних корешках равно 203 700 (Зуберто — цит. по В. Г. Слинко, 1950), а у мужчины 30 лет оказалось равным слева 197 256 и справа — 228 862 (Агдур, 1934; импрегнация серебром).

Количество волокон (мягкотных и безмякотных) у мужчины 30 лет в корешках шейного утолщения ($C_{IV} - C_{VIII} - T_I$) было равно слева 40 667 и справа 57 922, в корешках грудных сегмен-

тов (со II грудного по XII грудной) слева — 73 426 и справа — 95 959 и в корешках поясничного утолщения ($L_I - L_V$ и $S_I - S_{III}$) слева — 52 734 и справа — 60 988. Несколько меньше волокон было найдено в передних корешках у мужчины 55 лет (Агдур, 1934).

Количество безмякотных волокон относительно мякотных в грудных и крестцовых сегментах больше, чем в шейных и поясничных. В этом отношении передние корешки не отличаются от задних корешков. Но абсолютное количество безмякотных волокон в передних корешках значительно меньше, чем в задних корешках (табл. 45).

Количество мякотных волокон в одном и том же корешке у разных людей колеблется в широких пределах — до 500% от минимального количества волокон (см. табл. 36). Относительное количество мякотных волокон диаметром 3 мк в одном и том же корешке у разных людей колеблется от 3 до 70% (В. Г. Слинко, 1950).

Количество мякотных волокон в VIII грудном переднем корешке колеблется от 3599 до 6226 и в IX грудном корешке — от 3376 до 6146 (Гарднер, 1940). Количество волокон в IX грудном корешке по Дэвенпорту и Боте (1934) равно 5600.

Общее количество мякотных волокон в передних корешках поясничного утолщения, т. е. от XII грудного до IV крестцового сегмента, по данным А. Г. Михайлова и С. С. Михайлова (1960), полученным при подсчете на препаратах мозга, взятых от 5 трупов, колебалось справа от 40 664 до 74 994 и слева от 32 579 до 64 620. Разница между общим количеством волокон в правых и левых корешках на всем протяжении поясничного утолщения в одном и том же наблюдении варьировала от 6 до 59% от количества волокон на той стороне, где их меньше. В 4 наблюдениях количество волокон было больше в правых корешках и в 1 наблюдении в левом. Количество волокон в отдельном переднем корешке у разных людей колебалось в весьма широких пределах, например от 1500 до 9600 волокон во II крестцовом корешке (табл. 46).

Общее количество волокон (мякотных и безмякотных) в задних корешках значительно превышает общее количество волокон в передних корешках. Это преобладание больше выражено в тех сегментах спинного мозга, которые иннервируют верхние и нижние конечности (табл. 47, Агдур, 1934).

Соотношение между общим количеством волокон в задних и передних корешках, по данным Дэвенпорта и Боте (табл. 29), а также соотношение между количеством мякотных волокон в задних и передних корешках, по данным разных авторов (см. табл. 33—35 и 37), в общем совпадает с тем, которое нашел Агдур. Соотношение между количеством волокон в задних и передних корешках в некоторых сегментах достигает 10:1.

Собака. Количество мягкотных и безмякотных волокон во всех левых передних спинномозговых корешках колеблется от 139 908 до 183 188, из этого числа в корешках шейного утолщения ($C_{IV} - C_{XIII}$ и T_I) находится от 37 130 до 53 066 волокон, в корешках грудных сегментов (со II по XIII грудной) — от 46 019 до 53 880 волокон и в корешках поясничного утолщения ($L_I - L_{VII}$ и $S_I - S_{III}$) — от 41 564 до 58 839 волокон (по данным Агдура, 1920, полученным при подсчете волокон слева у собаки 3,5 лет, а также слева и справа у собаки 6 лет).

Щенки. Количество мягкотных и безмякотных волокон во всех левых передних спинальных корешках у 3 щенков (в возрасте 6, 17 и 60 дней) колебалось от 106 072 до 134 867 и составило в среднем 121 780 волокон, из них в корешках шейного утолщения ($C_{IV} - C_{VIII}$ и T_I) находилось в среднем 36 375 волокон, в корешках грудных сегментов (с II по XIII) — 37 194 волокна и в корешках поясничного утолщения ($L_I - L_{VII}$ и $S_I - S_{III}$) — 35 414 волокон. Количество волокон колебалось в шейных корешках ($C_I - C_{VIII}$) — от 35 740 до 42 818, в грудных ($T_I - T_{XIII}$) — от 37 083 до 48 557, в поясничных, крестцовых и копчиковых — от 33 249 до 43 985 (Агдур, 1934).

Кошка. Общее количество волокон (мягкотных и безмякотных) в передних корешках у взрослых кошек по сравнению с котятами возрастает. Мойер и Фриман (Moyer, Freeman, 1955) исследовали количество импрегнированных серебром волокон в передних корешках VIII шейного и I грудного сегментов у котят в возрасте от 1 до 10 недель, у взрослых кошек в возрасте 3 лет и у старых кошек в возрасте от 10 до 18 лет. Как видно из табл. 48, у взрослых кошек количество волокон увеличивается по сравнению с котятами.

К той же теме Мойер возвращается с другим соавтором (Moyer-Kaliszewski) в 1958 г. на большем материале. Он подсчитал количество волокон на импрегнированных серебром препаратах в VIII шейном и I грудном передних корешках у 37 котят в возрасте от 1 до 14 недель, у 16 взрослых кошек — в возрасте от 1 до 5 лет и у 16 старых кошек (табл. 49). Вывод, что количество волокон у взрослых кошек по сравнению с котятами увеличивается, подтвердился; при этом разница между средним количеством волокон у котят и у половозрелых кошек оказалась статистически достоверной, а разница между средним количеством волокон у взрослых и у старых кошек — статистически недостоверной.

У взрослых животных в передних спинномозговых корешках нередко можно обнаружить перерождающиеся волокна. Тем не менее, Мойер и Калишевски нашли, что количество волокон (осевых цилиндров) в передних корешках в среднем с возрастом не уменьшается, а увеличивается. Те же авторы нашли, что общее количество волокон (мягкотных и безмякотных) в передних

спинномозговых корешках у самцов несколько больше, чем у самок: у 10 взрослых самцов в VIII шейном корешке в среднем находилось 5787 волокон, а у 12 взрослых самок — в среднем 5573 волокна. Однако разница не была статистически достоверной.

Белая крыса. Исследование изменения соотношения между пространством, занятым мякотными волокнами, и пространством, занятым безмякотными волокнами, в передних корешках II шейного сегмента у белой крысы от новорожденной до 640-го дня жизни привело к выводу, что это соотношение достигает максимума в возрасте 36 дней, затем несколько падает и вновь поднимается к 640-му дню жизни (Данн, 1912) (табл. 50). Параллельно относительному количеству миелина изменяется удельный вес мозга, который у белой крысы в возрасте 35 дней достигает величины, характерной для взрослой крысы: удельный вес мозга новорожденной, 7 и 14-дневной белой крысы равен в среднем 1,029, у 21-дневной — 1,032, у 28-дневной — 1,038, у 35-дневной — 1,042, у годовалой — 1,039, у 2-летней — 1,043 и 3-летней — 1,038 (Смит — Smith, 1930).

На основании измерений количества импрегнированных серебром волокон в спинномозговых корешках у различных животных в онтогенезе Агдур (1920) пришел к заключению, что количество ганглиозных клеток в спинном мозгу и спинномозговых узлах после рождения увеличивается. К этому заключению его также привело обнаруженное им митотическое и амитотическое размножение ганглиозных клеток в спинном мозгу и спинномозговых узлах у крота, мыши, коровы, собаки и кошки. Кроме того, Агдур допускал увеличение в спинномозговых корешках количества импрегнированных серебром волокон после тренировки.

Результатам исследования Агдура противоречат определения количества волокон в передних спинномозговых корешках белой крысы, произведенные Дунканом (Duncan, 1934). Дункан выбрал для определения зависимости количества волокон от возраста VIII грудной корешок, потому что число волокон в нем варьирует в серии наблюдений меньше, чем число волокон в других корешках. Кроме того, Дункан исследовал также наиболее крупный поясничный корешок; обычно наиболее крупным корешком является V, иногда IV поясничный. Грудной корешок содержит как соматические, так и висцеральные волокна, а поясничный корешок содержит только соматические волокна. Количество волокон определялось раздельно у самцов и самок, так как оно у самок во всех возрастах в среднем на 10—20% ниже, чем у самцов. Определения были произведены у 36 самцов в возрасте от 3 до 864 дней и 20 самок в возрасте от 14 до 1060 дней. Результаты исследования приведены в табл. 51. До 14-го дня количество волокон в передних корешках грудного VIII сегмента возрастает: у крыс в возрасте от 3 до 14 дней количество аксо-

нов возрастает с 659 до 841 и количество мягкотных волокон возрастает с 342 до 485. Однако вопреки Агдур количество волокон в передних корешках белой крысы после 20-го дня не возрастает, а к старости, т. е. к 800-му дню жизни, слегка, примерно на 10%, падает.

Свое расхождение с Агдуром автор объясняет тем, что Агдур пользовался несовершенной методикой.

Серая крыса. Количество мягкотных и безмякотных волокон во всех левых передних спинномозговых корешках у самца весом 415 г было равно 53 260. Из них в корешках шейного утолщения ($C_V - C_{VIII}$ и T_I) находилось 9983 волокна; в корешках грудных сегментов (со II по XIII) — 18 449 волокон и в корешках поясничного утолщения ($L_I - L_{VI}$ и S_I и S_{III}) — 17 409 волокон. Общее количество мягкотных и безмякотных волокон во всех левых передних корешках у самки весом 220 г было равно 38 906.

Количество мягкотных и безмякотных волокон во всех левых передних корешках у крысят в возрасте 10 дней было равно 24 554, 20 дней — 29 258 и 30 дней — 30 739. В среднем у крысят в возрасте от 10 до 30 дней во всех передних корешках находилось 28 184 волокна, из них в корешках шейного утолщения — 5723, в корешках со II по XIII грудной сегмент — 8151, в корешках поясничного утолщения — 8703 волокна (Агдур, 1934).

Количество мягкотных волокон в передних корешках в 2—3 раза меньше, чем в задних корешках, и с возрастом увеличивается приблизительно параллельно увеличению количества мягкотных волокон в задних корешках (сравнить табл. 43 и 52).

Белая мышь. У одной белой мыши в возрасте 500 дней во всех левых передних спинномозговых корешках оказалось около 24 000 волокон (мягкотных и безмякотных), у другой — 23 060 волокон; из них в корешках шейного утолщения ($C_V - C_{VIII}$ и T_I) находилось около 5000 волокон, в грудных корешках (со II по XIII) — около 7000 волокон, и в корешках поясничного утолщения ($L_I - L_{VI}$ и $S_I - S_{III}$) — около 7500 волокон (Агдур, 1934).

Крот. У 7 кротов длиной тела от 58 до 94 мм количество волокон мягкотных и безмякотных во всех левых передних спинномозговых корешках в среднем было равно 5694; из них в III спинномозговом корешке, иннервирующем верхнюю конечность, находилось 1804 волокна, в грудных нервах (с IV по VIII) — 1331 волокно, в IX и X спинномозговых нервах, иннервирующих нижнюю конечность, находилось 1581 волокно (Агдур, 1934).

Голубь. В переднем корешке 22-го сегмента было найдено 629 волокон (Граф, 1956).

Лягушка. У лягушки весом 63 г во всех левых передних корешках оказалось 4267 волокон и во всех правых — 4272 волокна (Бирге).

ПОГРАНИЧНЫЙ СИМПАТИЧЕСКИЙ СТВОЛ

У двух кошек было подсчитано количество мякотных и безмякотных волокон в шейном отделе пограничного симпатического ствола и количество клеток в верхнем шейном узле. В шейном отделе пограничного ствола находилось 5988 волокон у одной кошки и 5594 (из них 4507 мякотных) — у другой. В верхнем симпатическом узле было найдено у первой кошки 66 082 клетки, у второй — 96 027 клеток. Таким образом, количество симпатических преганглионарных волокон, о котором можно судить по количеству волокон в шейном отделе пограничного симпатического ствола, 11—17 раз меньше количества постганглионарных волокон.

Иные соотношения обнаружены в области глазодвигательного нерва: количество преганглионарных волокон, идущих к ganglion ciliare, было равно 1653, а количество клеток в ganglion ciliare оказалось равным 4656, т. е. количество волокон было не в 11—17 раз, а всего в 3 раза меньше количества клеток в узле (Вольф.— Wolf, 1941).

По данным Фоли (Foley, 1945), клетки верхнего симпатического узла кошки посылают в симпатический ствол вниз от 145 до 1310 аксонов, которые смешиваются с преганглионарными волокнами. Эти волокна не влияют существенно на соотношения между количеством пре- и постганглионарных нейронов.

§ 4. КЛЕТОЧНЫЕ ФОРМАЦИИ

Человек. Косвенно, на основании фрагментарных сведений, общее количество клеток в спинном мозгу у человека в первом приближении можно предполагать равным 13 500 000 (Гельфан — Gelfan, 1963).

Количество клеток в переднем роге одной половины спинного мозга на всем его протяжении равно около 100 000 (Альвердес — Alverdes, 1956).

В переднем роге VII грудного сегмента было подсчитано около 1500 клеток как слева, так и справа. Количество клеток было одинаковым у новорожденного и ребенка 3 лет.

Клетки переднего рога одного и того же сегмента не представляют собой сплошной колонны, в которой клетки расположены равномерно по плотности: на одном 12-микронном срезе из VII грудного сегмента количество клеток в переднем роге колебалось от 0 до 9, а количество клеток суммарно на каждой сотне срезов колебалось от 222 до 345. Длина клеток переднего рога равна 50—80 мк, ширина — 15—45 мк (Кроу — Crow, 1928). По Боку (1928), размеры клеток переднего рога равны 25×100 мк и 60×100 мк, их ядра — 10—20 мк и ядрышка — 3—5 мк. В поясничном отделе спинного мозга ядра клеток передних

рогов имеют больший объем, чем в грудном и шейном отделе (Луди — Ludi, 1951) (табл. 53).

Отношение площади поверхности дендритов к площади поверхности мотонейронов спинного мозга по данным Е. С. Члокашвили (1961) в среднем равно 2,1:1.

Более крупные клетки передних рогов дают начало более крупным волокнам, а более мелкие клетки — волокнам диаметром до 4—5 мк. К этому выводу Вольфорт и Сванк (Wolfort, Swank, 1941) пришли на том основании, что у больных, умерших вследствие заболевания боковым амиотрофическим склерозом, при гибели большинства крупных клеток и сохранности мелких клеток передних рогов, в передних корешках исчезло большинство крупнокалиберных волокон, но сохранились волокна диаметром до 4—5 мк.

В передних корешках поясничных сегментов спинного мозга, по данным Хегквиста, находится около 25% мелких волокон.

Путем количественных определений было установлено, что п. *phrenicus* начинается по преимуществу от клеток переднего рога IV шейного сегмента спинного мозга: через 1,5 года после перерезки п. *phrenicus*, произведенной у человека по поводу туберкулеза легких, в переднем роге III и IV шейных сегментов были найдены 1103 клетки в состоянии ретроградного перерождения, из них 700 в IV и 400 в III сегменте (Кристенсон — Kristenson, 1934).

Макак. Клетки передних рогов спинного мозга макака мельче, чем у человека. Мультиполярные клетки достигают в длину 70 мк, а овальные клетки, количество которых от 5 до 10 раз меньше мультиполярных, имеют в длину 15—25 мк (Спраг — Sprague, 1951). В экспериментах было установлено количество мотонейронов в передних рогах некоторых сегментов спинного мозга, т. е. клеток, размером свыше 25—55 мк, которые подвергаются перерождению после перерезки передних корешков. В одном эксперименте суммарно в сегментах T_{VI} , T_{VII} и T_{VIII} было установлено наличие 2685 мотонейронов, в другом эксперименте суммарно в сегментах T_{VII} , T_{VIII} и T_{IX} было найдено 2245 мотонейронов, в третьем эксперименте, в сегментах T_X , T_{XI} и T_{XII} — 2260 мотонейронов и в четвертом — в сегментах L_I-VI — 10 855 мотонейронов.

Количество проприоспинальных, т. е. вставочных клеток, не перерождающихся после перерезки передних корешков, равно 45% всех крупных клеток передних рогов с VI по VIII сегмент и 47% всех крупных клеток передних рогов с III по VI поясничный сегмент. Крупными клетками обозначались клетки длиной свыше 25 мк.

У паукообразной обезьяны (*Ateles ater*) были произведены подсчеты количества клеток в столбе Кларка. У человека столб Кларка заканчивается на уровне 22-го сегмента; у макака — на

уровне 23-го сегмента и у собаки — на уровне 25-го сегмента. На уровне I поясничного сегмента у паукообразной обезьяны на каждом 10-микронном срезе видно от 50 до 140 клеток в столбе Кларка. Однако оказалось, что и в более каудально расположенных сегментах спинного мозга на месте столба Кларка встречаются клетки, подвергающиеся ретроградному перерождению после перерезки спино-церебеллярных волокон. На 10-микронном срезе встречается от 2 до 10 таких клеток, которые, оче-

видно, также принадлежат к столбу Кларка (Чанг Сианг Тунг — Chang Hsiang Tung, 1951).

Собака. Общее количество клеток в спинном мозгу собаки Гельфан (1963) предполагает равным 10 млн. на основании подсчета количества волокон в передних корешках, опубликованного Агдуром, и на основании собственных исследований, согласно которым в спинном мозгу количество мотонейронов относится к общему количеству клеток как 30:1. По данным Гельфана, в VII поясничном сегменте находится 375 000 клеток.

Средний диаметр мотонейрона равен 48 мк. Среди проприоспинальных клеток только 2% принадлежат к крупным клеткам: диаметр остальных в среднем равен 16 мк.

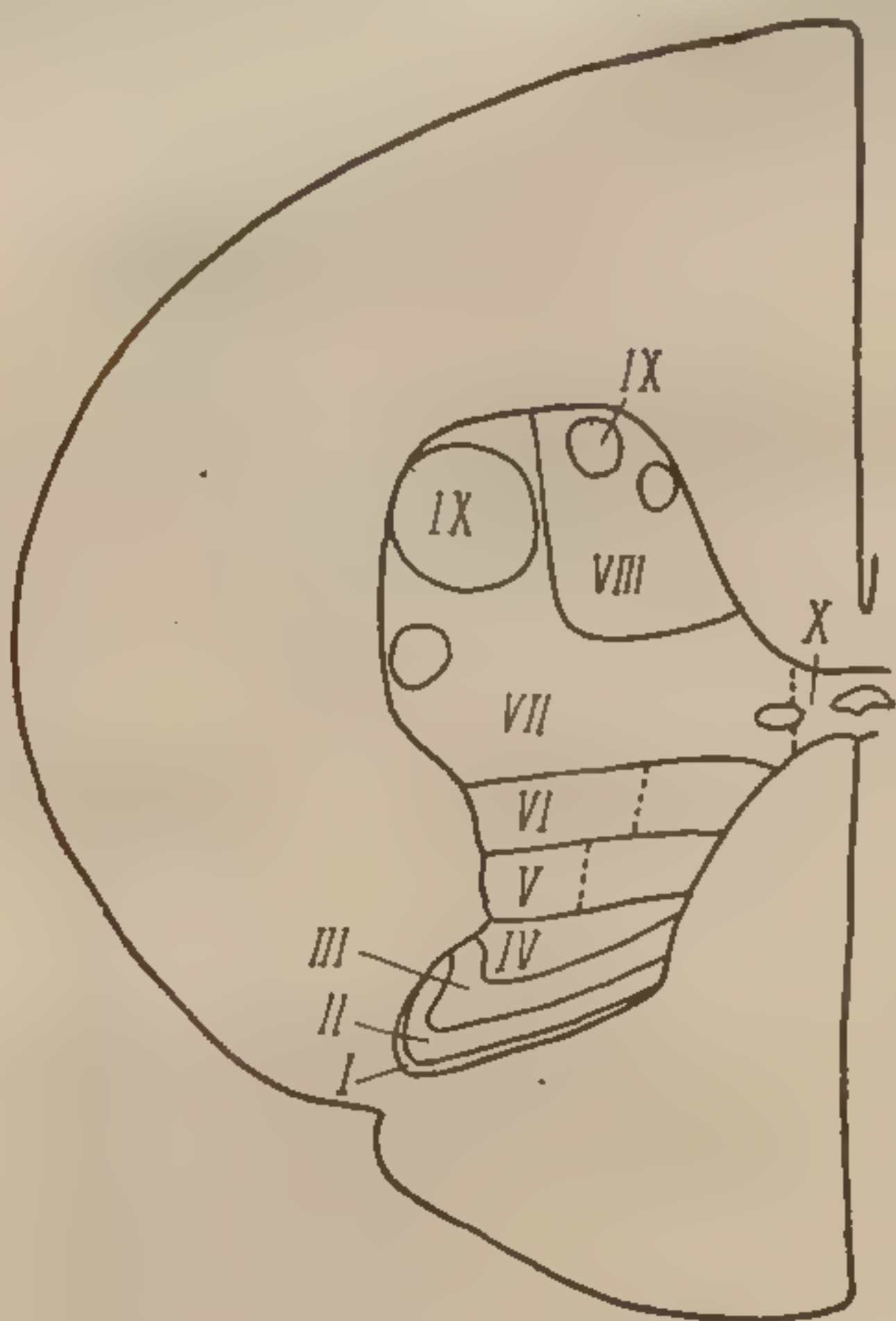
Рис. 8. Зоны серого вещества спинного мозга кошки (Рексед, 1951).

Объяснение см. в тексте.

Поверхность тела клетки равна $\frac{1}{4}$ поверхности дендритов. Гельфан полагает, что большая часть нервных волокон спинного мозга возникает и заканчивается в нем же.

Кошка. Размеры клеток всего спинного мозга изучал Рексед (Rexed, 1952). На основании цитоархитектонического исследования он выделил на всем протяжении спинного мозга 9 зон. Десятую зону представляет собой *substantia grisea centralis*. Эти зоны как бы слоями протягиваются сверху вниз через все сегменты спинного мозга (рис. 8). Каждый слой отличается от других по цитоархитектоническим признакам и размерам клеток; в табл. 54 представлены размеры клеток у 50 кошек на материале, фиксированном в формалине в течение 48 ч.

Барр и Гамильтон (Barr, Hamilton, 1948) исследовали размеры клеточного тела, ядра и ядрышка дорсолатеральной груп-



пы клеток переднего рога L_{VII} , а также S_I и S_{II} сегментов. В каждом наблюдении зарисовывали под микроскопом и измеряли планиметром 50 клеток. Диаметр ядрышка измеряли окулярмикрометром. Площадь клеток на срезе колебалась от 1650 до 2160 мк^2 , ядра — от 190 до 300 мк^2 , средний диаметр ядрышка — от $4,6 \times 4,9$ до $5,4 \times 5,7$ мк .

После перерезки седалищного нерва площадь сечения перерождающихся клеток переднего рога на той же стороне, по сравнению с клетками переднего рога на противоположной стороне, увеличилась в течение первой недели на 20% и возвратилась к прежней к концу четвертого месяца; площадь сечения ядра увеличивалась в течение первой недели, а затем уменьшалась; при этом величина ядрышка не изменялась.

Выков и Юнг (Wuskoff, Young, 1956) вычисляли площадь поверхности ганглиозной клетки вместе с ее дендритами и получили для мотонейрона переднего рога спинного мозга кошки величину, равную около 10 000 мк^2 .

Романес (Romanes, 1951) перерезал у кошек периферические нервные стволы и сопоставлял количество клеток в передних рогах спинного мозга, перерождающихся после такой перерезки, с количеством перерожденных нервных волокон. Оказалось, что количество клеток, реагирующих на перерезку нерва, в 2 раза меньше количества перерезанных волокон. Этот факт Романес склонен объяснить бифуркацией аксонов, а также тем, что мелкие клетки, дающие начало тонким волокнам, при подсчете были пропущены.

Харевелд и Шаде (1962) определили количество и размер клеток переднего рога VII поясничного сегмента у кошек с целью получить эталон для сравнения количества и размеров мотонейронов спинного мозга при асфиксии, вызванной эксперименте. Всего в переднем роге VII поясничного сегмента спинного мозга они нашли 2928 клеток, дающих аксоны в пп. *peronei et tibialis*. Среди них клетки объемом свыше 16 000 мк^3 составили 21%, а клетки объемом менее 16 000 мк^3 — 79%. Клетки объемом выше 16 000 мк^3 рассматриваются как соматические двигательные, дающие отростки к мышечным волокнам, а клетки объемом менее 16 000 мк^3 частью представляют собой клетки, дающие волокна к мышечным веретенам, а частью — вставочные (интраспинальные) клетки.

Данные Харевелда и Шаде согласуются с исследованием Балтазара (Balthazar, 1952), который нашел соотношение между количеством мотонейронов и вставочных нейронов в переднем роге равным 1:3. Балтазар изучал ретроградное перерождение клеток в переднем роге спинного мозга с VI поясничного по II крестцовый сегмент после перерезки большеберцового и малоберцового нервов и пришел к заключению, что вставочные нейроны отличаются от мотонейронов не только тем, что они не

подвергаются перерождению после перерезки нервов, но и тем, что они мельче мотонейронов, «пикноморфны», их дендриты большей частью направлены во все стороны, а короткий аксон проходит либо к другим вставочным нейронам, либо к мотонейронам. Лишь небольшое количество аксонов вставочных клеток выходит за пределы общей территории ядер большеберцового и малоберцовых нервов.

Соотношение между количеством мотонейронов малоберцового нерва к количеству мотонейронов большеберцового нерва равно 1:4.

Кролик. В процессе развития после рождения клетки переднего рога больше всего растут по диаметру, параллельному длинной оси спинного мозга. Поперечный диаметр клеток у кроликов 2 дней, одного месяца и взрослого находится в соотношении, равном 5:7:9, а продольный диаметр — в соотношении, равном 6:10:15 (Кро, 1928).

Белая крыса. Размер клеток переднего рога с возрастом увеличивается, однако увеличение размеров клеток отстает от увеличения диаметра волокон передних корешков (табл. 55).

Крыса. Размеры ядер мотонейронов I—VI поясничных и I—IV крестцовых сегментов спинного мозга определял К. Г. Щитков (1959). За количественное выражение площади ядра он принимал произведение величин двух перпендикулярных диаметров (наибольшего и наименьшего) при эллипсоидной форме ядра. Ядра мотонейронов он измерял у контрольных крыс и у крыс, у которых ампутировали левую заднюю лапу в средней трети бедра. После операции происходила гипертрофия мышц правой (неповрежденной) конечности, за которой следовало увеличение ядер мотонейронов на правой половине спинного мозга. Это увеличение возникало между 20 и 30-м днем после операции, к 60-му дню составляло около 125% от величины ядер и контроле (табл. 56).

Таким образом, по данным К. Г. Щиткова, размер ядер мотонейронов увеличивается в процессе их рабочей гипертрофии.

Мышь. Общее количество клеток в шейном отделе спинного мозга в периоде от 1 до 120 дней после рождения колеблется от 1,2 до 1,4 мл. и не увеличивается с возрастом. При этом объем серого вещества шейного отдела спинного мозга за тот же период увеличивается с 1,9 до 7,9 мм³ (Сакла, 1959).

При подсчете количества двигательных клеток в переднем роге поясничного утолщения у мышей в возрасте от 2 дней до 104 дней было установлено, что в течение первой недели количество клеток падает, а затем остается постоянным. Падение количества клеток в течение первой недели после рождения Романес (1946) объясняет тем, что в это время, как это видно при гистологическом исследовании, в переднем роге происходит перерождение небольшой части нервных клеток.

Количество клеток в правом и левом переднем роге почти совершенно одинаково (табл. 57).

Лягушка. Количество мотонейронов переднего рога спинного мозга у лягушки весом 22 г в правой половине спинного мозга равно 3375, левой — 3375, а у лягушки весом 63 г в правой половине спинного мозга было обнаружено 4272 и в левой половине 4267 мотонейронов (Бирге — Bürge, 1882). Сильвер (Silver, 1942) нашел у лягушки весом 30 г в правой половине спинного мозга 3546 мотонейронов и в левой половине — 3542 мотонейрона. Сильвер вывел формулу, выражающую соотношение между общим количеством мотонейронов спинного мозга и весом тела: $M = 5750 + 45x$, где x равен весу тела в граммах, а M — количеству мотонейронов в обеих половинах спинного мозга. В области шейного утолщения находится от 52 до 56% всех мотонейронов спинного мозга, в грудном отделе — от 8 до 12% и в поясничном — от 34 до 39%.

Распределение мотонейронов по сегментам спинного мозга настолько характерно, что по количеству мотонейронов на отдельном срезе (по средней из подсчетов на 5 срезах) можно определить, какому сегменту спинного мозга этот срез принадлежит (табл. 58).

Зависимости величины перкариона от длины осевого цилиндра клетки не было обнаружено.

§ 5. ПРОВОДЯЩИЕ ПУТИ И СИНАПТИЧЕСКИЙ АППАРАТ

ПРОВОДЯЩИЕ ПУТИ

Человек. В литературе опубликованы количественные исследования пучков Голля и Бурдаха, спиноталамического пучка, а также детальное исследование Хегквиста о составе волокон на поперечном срезе через спинной мозг на уровне III грудного сегмента у девочки 13 лет. Хегквист нашел, что во всех пучках наиболее высоко процентное содержание волокон диаметром от 1 до 2 мк (табл. 59 и рис. 9).

Поперечное сечение пирамидного пучка на уровне I грудного сегмента составляет 30% поперечного сечения спинного мозга. Количество волокон в нем быстро уменьшается — от IV шейного до III грудного сегмента на 30% (Барон — Bagone, 1960). По данным Бока (1928), диаметр мякотных волокон пучка Голля (9 мк) меньше диаметра волокон пучка Бурдаха (13 мк): Бок нашел, что между более толстыми мякотными волокнами в обоих пучках располагаются более тонкие безмякотные волокна. Сентаготаи (1942), который измерял диаметр волокон вместе с миелиновой оболочкой, нашел, что количество тонких волокон диаметром 1 мк в пучке Бурдаха больше, чем в пучке Голля. В пучке Голля волокна диаметром 1 мк составляют 5%, 3 мк —

39%, 5 мк — 42%, 47 мк — 12%, 9 мк — 2 %, а в пучке Бурдаха волокна диаметром 1 мк составляют 11%, 3 мк — 42,5%, 5 мк — 20%, 7 мк — 17%, 9 мк — 7%, 11 мк — 2%, 13 мк — 0,5%. Сентаготай (Szentagothai, 1941) полагал, что диаметр миелиновых волокон тем больше, чем они длиннее и чем раньше они покрываются миелином ■ онтогенезе.

Процентное содержание волокон различного калибра в составе пучка несколько изменяется в разных сегментах спинного мозга.

Хегквист измерял диаметр волокон, импрегнированных серебром. По его данным, ■ пучке Голля содержится больше тонких волокон диаметром 1—2 мк, чем в пучке Бурдаха (см. табл. 59).

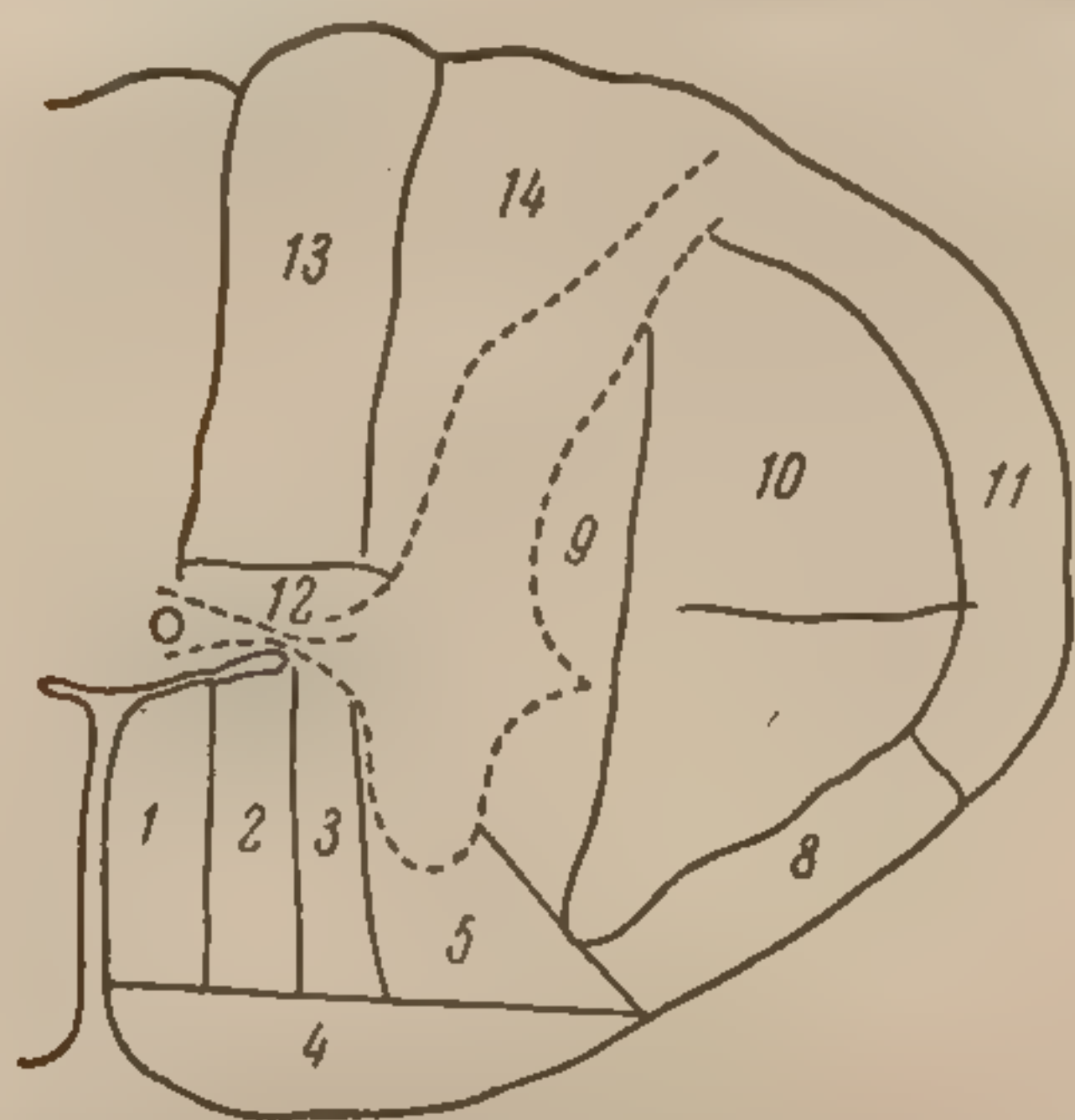


Рис. 9. Поперечный срез через спинной мозг на уровне III грудного сегмента у девочки 13 лет (Хегквист, 1936).

Объяснение см. ■ тексте.

около 2000 волокон (Барон, 1960). По Хегквисту, в зоне 7 спинного мозга (см. рис. 9), соответствующей местоположению спино-таламического пучка, находятся тонкие волокна: диаметр 61,7% волокон не достигает 2 мк, только 2,3% волокон имеют диаметр больше 6 мк, а волокон диаметром больше 10 мк в этом пучке нет. Между тем по Глису и Бэйли волокна спино-таламического пучка принадлежат к системам более крупного калибра; диаметр около 35% волокон колеблется от 4 до 6 мк и больше, а диаметр остальных — от 2 до 4 мк. Исходя из этих своих данных, Глис и Бэйли полагают, что в спино-таламическом пучке имеется система волокон, служащая для быстрого проведения болевой чувствительности к зрительному бугру и дальше к коре. Опыты Глиса и Бэйли с экстирпацией общечувствительной коры у обезьян поддерживают представление о наличии ■ головном и спинном мозгу двух систем проводников болевой чувствительности, одной — для более быстрого и другой — для более мед-

В спино-церебеллярных пучках по сравнению с другими пучками относительно меньше волокон диаметром 1—2 мк и соответственно больше волокон более крупного калибра. При этом ■ пучке Флексига меньше тонких волокон, чем в пучке Говерса.

В среднем мозгу на уровне верхнего холма спино-таламический пучок занимает на поперечном срезе площадь, равную 0,65 мм² и содержит около 1500 волокон (Глис и Бэйли, 1951). Спино-таламический пучок содержит в спинном мозгу

Собака. На каждые ганглиозных клеток VI апатических окончаний. находится около 800 синапсов — около 5500 синапсов. находится около 1000 синапсов. находится на дендритах. более 1% всех синапсов. ными волокнами задних. Кошка. Хаггар и Барр. ках заднего и переднего поясного и I крестцов. на одной клетке (табл. тывал на теле клетки количеством пуговки на теле клетки равно 2: значительно большее количество мотонейронов пер. клеток мотонейронов по данным Выкова и К. окончаний, следовательно, тем поверхностность, равную. Диаметр синаптических Хаггару и Барру, и с. расщепили. По данным Е. нейрона находится 7 пуч. 4 мк. 39 — диаметром 30 метром 1 мк.

ленного проведения. Оказалось, что у обезьян после экстирпации коры в ответ на болевое раздражение теряются реакции с коротким латентным периодом и сохраняются реакции с более длинным латентным периодом.

Лягушка. На всем поперечном срезе спинного мозга у лягушки весом 60 г на уровне II нерва находится 56 674 мякотных волокна, на уровне III—VI — 74 699, на уровне V и VI — 41 825, на уровне VII—VIII и IX — 61 058, и на уровне X и XI нервов — 16 313 волокон (Гауле — Gaule, 1889).

Золотая рыбка. Длина и диаметр маутнеровых волокон у золотой рыбки с возрастом значительно увеличиваются; а именно от волокна длиной 1,7 см и диаметром 17 мк у рыбки длиной 2 см до волокна длиной 15 см и диаметром 44 мк у рыбки длиной 19 см (Легисса — Leghissa, 1956) (табл. 60).

СИНАПТИЧЕСКИЙ АППАРАТ

Собака. На каждые 100 мк² поверхности тела и дендритов ганглиозных клеток VI поясничного сегмента находится 20 синаптических окончаний. На одном нейроне средней величины находится около 800 синапсов, на мотонейроне средней величины — около 5500 синапсов, на клетке диаметром 65 мк находится около 1000 синапсов. Общее количество синапсов в спинном мозгу собаки оценивают в 8 млрд. Из них три четверти находятся на дендритах и одна четверть — на телах клеток. Не более 1% всех синапсов спинного мозга образовано афферентными волокнами задних корешков (Гельфан, 1963).

Кошка. Хаггар и Барр (Haggag, Barr, 1950) нашли на клетках заднего и переднего рогов спинного мозга на уровне VII поясничного и I крестцового сегментов до 40 конечных пуговок на одной клетке (табл. 61). А. Д. Зурабашвили (1958) насчитывал на теле клетки 300—350 пуговок. Отношение между количеством пуговок на дендритах и количеством пуговок на теле клетки равно 2:1. Выков и Юнг (1956) обнаружили значительно большее количество синаптических окончаний на мотонейронах спинного мозга. На 100 мк² поверхности тела клетки мотонейронов переднего рога спинного мозга у кошки, по данным Выкова и Юнга, приходится 15—20 синаптических окончаний, следовательно, на клетке, имеющей вместе с дендритами поверхность, равную 10 000 мк², находится около 2000 синапсов.

Диаметр синаптических пуговок колеблется от 0,7 до 2,1 мк, по Хаггару и Барру, и от 1×0,5 до 1,1×2,2 мк — по А. Д. Зурабашвили. По данным Выкова и Юнга, на теле крупного мотонейрона находится 7 пуговок диаметром 5 мк, 17 — диаметром 4 мк, 39 — диаметром 39 мк, 127 — диаметром 2 мк и 95 — диаметром 1 мк.

Мотонейроны отличаются от вставочных нейронов по количеству, размерам и форме синаптических окончаний. У кошки различают 5 разновидностей конечных пуговок: тонкие, толстые, решетчатые, темные (ораче) и фрагментированные. Площадь сечения тонких пуговок на клетках переднего рога равна $2,2 \text{ мк}^2$, а решетчатых пуговок — $4,7 \text{ мк}^2$.

В шейном отделе спинного мозга на мотонейронах переднего рога синаптических пуговок на 25% больше, а решетчатых пуговок несколько меньше, чем на вставочных нейронах.

Разные группы мотонейронов переднего рога, иннервирующие разные мышцы, отличаются между собой по количеству пуговок различной формы (Пирс и Глис — Pearce, Glies, 1955; Пирс, 1956).

Количество синаптических окончаний на клетках переднего рога поясничного утолщения спинного мозга (или во всяком случае количество синаптических окончаний, видимых под световым микроскопом) увеличивается, как показал Шадевальд (Schadewald, 1942), после рождения. У кошек в возрасте 3 недель синаптические окончания не были обнаружены. У кошки в возрасте 4 недель на одной клетке было найдено в среднем 2,89 окончаний, у кошки в возрасте 60 дней — 9,19 окончаний и у кошки в возрасте 90 дней — 28,75 окончаний.

§ 6. НЕКОТОРЫЕ ВЫВОДЫ ИЗ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ОПРЕДЕЛЕНИЙ

До настоящего времени более или менее детально исследовано было количество нервных элементов в спинномозговых корешках и узлах. Количественные определения в самом спинном мозгу относятся главным образом к его макроскопической структуре; о количестве и размерах волокон спинного мозга имеются лишь фрагментарные сведения.

Одно из наиболее обширных исследований с обильным фактическим материалом (Агдур, 1920 — 1934) было направлено на то, чтобы доказать размножение нервных клеток и волокон после рождения. Однако положения Агдура в дальнейшем подтверждения не получили. Несмотря на свою неполноту, опубликованные в литературе и приведенные в этой главе данные о количестве нервных элементов в спинном мозгу и его корешках имеют определенное значение. Они необходимы не только для правильной оценки находок при морфологическом исследовании спинного мозга в патологии, но и для более отчетливого представления об индивидуальном и видовом развитии спинного мозга. Они допускают также некоторые предположения и выводы общего характера.

Прежде всего обратим внимание на то, что количество волокон в задних корешках спинного мозга значительно превы-

шает количество волокон в его передних корешках: у человека соотношение между количеством волокон в задних и передних корешках равно 5:1, у собаки, крысы и мыши — от 2,5:1 до 2:1, у голубя — 1,5:1. Таким образом, преобладание количества волокон в задних корешках у человека выражено значительно более отчетливо, чем у животных. Этот факт подтверждает общую закономерность, согласно которой в процессе видового развития афферентные системы совершенствуются в большей мере, чем эфферентные системы.

Бросается в глаза сравнительно небольшое увеличение количества волокон в передних корешках у человека по сравнению с животными: у крысы в передних корешках находится 40 тыс. волокон, а у человека 200 000. Вес тела у человека больше, чем у крысы, примерно в 250 раз, вес спинного мозга — ориентировочно — в 30 раз, а количество волокон — всего в 5 раз. Очень незначительно отличается человек по количеству волокон в передних корешках и от других животных. Так, у ирландского терьера во всех передних корешках Агдур нашел 183 тыс. волокон. Количество волокон в задних корешках увеличивается у человека по сравнению с животными более отчетливо, чем количество волокон в передних корешках: в задних корешках у человека находится 1 млн. волокон, у собаки — 350 тыс. и у крысы — 80 тыс. Надо полагать, что увеличение от животных к человеку количества волокон в передних корешках, а следовательно, и количества мотонейронов отстает не только от увеличения количества волокон в задних корешках, но и от увеличения количества вставочных нейронов, составляющих подавляющее большинство нейронов самого спинного мозга. Другими словами, мы допускаем, что в филогенезе развитие афферентных систем и центральных механизмов идет впереди развития эфферентных систем. Правда, Гельфан (1963) полагает, что количество всех нейронов в спинном мозгу человека (13,5 млн.) не намного отличается от количества всех нейронов в спинном мозгу собаки (13 млн.). Однако Гельфан непосредственно не измерял количество клеток в спинном мозгу человека. Он вычислил его, исходя из предположения, что соотношение между общим количеством нейронов и количеством мотонейронов у человека такое же, как у собаки. Однако такое предположение мало вероятно, потому что допускает у человека и собаки одинаковое соотношение между количеством клеток, служащих для получения и переработки информации, и количеством клеток, служащих для передачи сообщения исполнительным органам.

Количественные соотношения, на которых останавливается Гельфан, заслуживают внимания в другом отношении. Они подчеркивают, что подавляющее большинство синапсов на клетках спинного мозга принадлежит волокнам, которые начинаются и

заканчиваются в самом спинном мозгу. Таким образом, имеется огромное преобладание связей между системами, начинающимися и заканчивающимися в спинном мозгу, по сравнению с системами, служащими для связи спинного мозга с периферией, а также с головным мозгом. Другими словами, обращается внимание на собственную интегративную деятельность спинного мозга. Все же нельзя забывать и о давно известных фактах, которые свидетельствуют о том значении, которое играют для деятельности спинного мозга его связи с головным мозгом. Новые восходящие (задние столбы) и нисходящая (пирамидный пучок) системы значительно возрастают в филогенезе, и их волокна занимают у человека почти 50% всех волокон на поперечном срезе через спинной мозг.

Большой интерес с точки зрения функционального значения различных проводящих систем (пучков волокон) спинного мозга представляют факты, свидетельствующие о том, что эти системы отличаются между собой по диаметру волокон и что каждый пучок состоит из волокон различного диаметра. Очевидно, каждая система отличается от другой по скорости проведения нервных импульсов и, кроме того, каждая система устроена таким образом, что сигнал, воздействующий на все ее волокна одновременно, может быть передан дальше в форме серии импульсов, проходящих с различной скоростью и, следовательно, прибывающих на станцию назначения растянутыми во времени.

Большое значение для выяснения функционального значения различных центров и путей спинного мозга имеют сведения об их индивидуальной изменчивости у человека и животных. Такая большая индивидуальная изменчивость, которая обнаружена, например, в количестве ганглиозных клеток, содержащихся в спинномозговых корешках или в распределении количества волокон по отдельным передним и задним корешкам спинного мозга, бесспорно свидетельствует о том, что эта изменчивость никак не связана с видовыми особенностями функции. Те же признаки морфологических структур, которые не подвержены индивидуальной изменчивости или подвержены ей лишь в небольшой степени, связаны с такими функциями центральной нервной системы, которые свойственны каждому человеку или каждому животному определенного вида. В качестве примера таких инвариантов можно назвать количество шейных, грудных, поясничных и крестцовых сегментов спинного мозга, соотношение между количеством серого и белого вещества, соотношение между количеством волокон в задних и передних корешках спинного мозга, соотношение между количеством клеток в переднем роге спинного мозга и количеством волокон в передних корешках, спектр диаметра волокон в проводящей системе и другие.

Правомерным представляется выдвинуть гипотезу: морфологические структуры, в которых индивидуальная изменчивость ничтожна, являются субстратом функции, существенной для жизни животного, твердо присущей всему данному виду животных, и притом функции, мало изменчивой в своих проявлениях. Напротив, структуры, которые отличаются значительной индивидуальной изменчивостью и могут даже отсутствовать у некоторых представителей того же вида животных, никак не связаны с характерными и постоянными для этого вида особенностями функций центральной нервной системы.

Глава IV

ПИРАМИДНЫЙ ПУЧОК

§ 1. ПЛОЩАДЬ ПОПЕРЕЧНОГО СЕЧЕНИЯ. КОЛИЧЕСТВО, ГУСТОТА РАСПОЛОЖЕНИЯ И ДИАМЕТР ВОЛОКОН

ПЛОЩАДЬ ПОПЕРЕЧНОГО СЕЧЕНИЯ

Пирамидным пучком называют пучок волокон, четко отграниченный у взрослого по своему местоположению в пирамиде продолговатого мозга. Волокна пирамидного пучка покрываются миелином после рождения, поэтому у плода этот пучок хорошо отграничен от окружающих систем не только в пирамиде, но и в других отделах центральной нервной системы и, в частности, в спинном мозгу. Именно у плода впервые была измерена относительная площадь, занимаемая пирамидным пучком на поперечном срезе через спинной мозг. В шейном отделе спинного мозга пучок занимает у плода человека на VII месяце внутриутробного периода 11,87% площади поперечного сечения спинного мозга, у кошки — 7,76%, кролика — 5,3% и мыши — 1,14% (Ленгоссек — Lenhossék, 1889). По Брегманну (Bregmann, 1915), у человека на 8-м месяце внутриутробного периода поперечное сечение пирамидного пучка равно 12,2% поперечного сечения спинного мозга, у новорожденного — 14,5%, у ребенка 1—2 лет — 18% и у взрослого человека — 30,0%. Брегманн относительную величину пирамидного пучка вычислял следующим образом. Сначала под увеличением перерисовывали на бумагу контур пирамиды на поперечном срезе через нижний отдел продолговатого мозга и контур поперечного среза через спинной мозг тотчас ниже перекреста пирамид. Затем контуры вырезали из свинцовых пластинок толщиной 1 мм и определяли вес пластинки, вырезанной по контуру пирамиды в процентах к весу пластинки, вырезанной по контуру поперечного среза через спинной мозг. Брегманн нашел, что пирамиды составляют у обезьян *Cebus fatuellus* — 20,1%, у *Cebus carucinus* — 14,5%, у *Супосерфалус* — 13,9% спинного мозга, у тюленя — 19,4%, дикобраза — 9,4%, сурка — 9,2%, горностая —

9,1%, кенгуру — 8,4—8,9%, ласки — 8,3%, виверры — 8,1%, собаки — 6,7%, кошки — 6,0%, крысы — 5,3%, хомяка — 5,3%, кита — 5,2%, кролика — 5,0%, белки — 4,9%, слона — 4,8%, морской свинки — 3,7%, мыши — 3,5%, газели — 2,8%.

Совершенно очевидно, что относительный размер пирамидного пучка не связан с весом животного и, по-видимому, также не связан с быстротой и ловкостью движений (см., например, относительно небольшой размер пучка у белки).

Вейль (1927) измерял планиметром площадь сечения пирамидного пути и нашел, что она составляет от 3 до 4,8% площади поперечного среза продолговатого мозга на уровне нижнего конца нижней оливы у сумчатых, грызунов и копытных, от 7,7 до 8,3% — у хищных (кошка) и низших приматов (*Tarsius*) и от 10,2 до 11,3% — у гиббона, высших приматов и человека.

КОЛИЧЕСТВО ВОЛОКОН В ПИРАМИДНОМ ПУЧКЕ

Общее количество волокон (мякотных и безмякотных) в одном пирамидном пучке тотчас выше перекреста равно: у человека 1100 998 — по Лассеку и Уитли (Lassek, Wheatley, 1945), от 700 000 до 1 282 000 — на материале 23 наблюдений Ферхарта и Крамера (Verhaart, Kramer, 1952), от 749 000 до 1 391 000, в среднем из 21 наблюдения — 1 087 200 — по Майеру (Myer, 1959), 1 000 000 — по Барону (Barone, 1960). По данным Лассека Дауда и Вейля (Lassek, Dowd, Weil, 1930), у человека только 300 000 мякотных волокон входят в составе бокового пирамидного пучка в спинной мозг на уровне C_1 сегмента.

Количество волокон у шимпанзе равно 807 000, у макака — 554 000 — по Лассеку и Уитли (1945), или 560 000 — по Барону (1960), или от 266 400 до 539 000 — на уровне нижней трети нижней оливы — по Русселю и Майеру (Russel, Myer, 1961) на материале 58 резусов. До 300 тыс. волокон Руссель и Майер нашли в 3 случаях, от 301 до 350 тыс. — в 6, от 351 до 400 тыс. — в 21, от 401 до 450 тыс. — в 16, от 451 до 500 тыс. — в 8 и более 500 тыс. — в 4 случаях. Авторы полагают, что количество волокон в пирамидном пучке находится в зависимости от сложности рисунка борозд больших полушарий. У обезьян с простым рисунком борозд в пирамиде в среднем было найдено 422 000 волокон, у обезьян со сложным рисунком борозд — 373 000 волокон. Разница оказалась статистически достоверной. Количество волокон в пирамиде продолговатого мозга равно у паукообразной обезьяны, *Ateles ater*, 505 000 — по Лассеку и Уитли, у собаки — 285 000 — по Лассеку и Расмуссену (1939), 260 000 — по Барону (1960), при этом на уровне C_1 сегмента спинного мозга пирамидный пучок на каждой стороне состоит из 100 000 волокон. У кошки из двигательной коры вступают в пирамидный пучок 70 000 волокон (Глис, 1957), у опоссума — 75 000

(Лассек и Расмуссен, 1940), у мыши — 32 000 (Лассек и Расмуссен, 1939), у летучей мыши — *Tadarida cynocephala* — 8000 (Лассек, 1956). У тюленя — *Callophorus ursius* — на уровне нижней оливы у взрослого в пирамидном пучке находится 748 000 волокон, у детеныша — 565 000 волокон (Барон, 1960).

Относительное количество мякотных волокон в пирамидном пучке у человека на разных уровнях спинного мозга, по данным Вейля и Лассека, остается постоянным и равно от 66 до 73% (табл. 62).

По данным де Майера (1959), количество мякотных волокон в пирамидном пучке у человека составляет 94%, а у макака — всего 62%. По данным де Майера и Русселя (1958), у детенышей макаков весом от 2 до 4 кг на 400 000 волокон в каждой пирамиде приходится 287 000 мякотных волокон. У кошки среди волокон, вступающих из коры в пирамидный пучок, находится около 29% мякотных волокон (Глис, 1957). У тюленя на уровне нижней оливы у взрослого в пирамидном пучке находится 58% мякотных волокон, а у детеныша — 25,3% (Барон).

Тадахико (Tadahiko, 1961) нашел в пирамидном пучке у человека меньший диаметр мякотных волокон, чем де Майер (1959). Мякотные волокна он подсчитывал при окраске по методике Кульчицкого, аксоны — посредством импрегнации серебром по Глису. Ниже приводятся данные Тадахико о количестве волокон в пирамидном пучке на уровне нижнего отдела продолговатого мозга у разных видов животных, в скобках приводится количество мякотных волокон в процентах.

Человек	858 000 (78%)	Косуля	289 000 (54%)
Морской лев	756 000 (71%)	Обезьяна	282 000 (72%)
Медведь	580 000 (73%)	Кошка	161 000 (55%)
Леопард	377 000 (80%)	Кролик	62 000 (55%)
Собака	327 000 (56%)		

Пирамидный пучок у грызунов состоит исключительно из тонких волокон, у копытных преобладают тонкие, но имеется некоторое количество волокон среднего калибра, у хищных и приматов имеется 90% волокон тонких, 10% — среднего калибра и небольшое количество толстых волокон.

Общее количество волокон в пирамидном пучке, по данным Тадахико, не связано ни с уровнем филогенетического развития, ни с ловкостью движений, но, по-видимому, зависит, исключая мелких животных, от веса тела.

ГУСТОТА РАСПОЛОЖЕНИЯ ВОЛОКОН

У человека в 1 мм² поперечного среза через спинной мозг, по данным Лассека и Вейля (1929), находится от 60 000 до 70 000 волокон, и эта густота расположения почти не изменяется на всем протяжении спинного мозга (табл. 62).

Иная густота расположения волокон у макака — 330 000 ■ в 1 мм² на уровне нижней части нижней оливы (Руссель и Мейер, 1961). В 1958 г. эти же авторы у детенышей макаков нашли в среднем около 200 000 волокон (из них 62% мякотных) в 1 мм² поперечного сечения пирамиды.

У собаки густота расположения мякотных волокон на уровне перехода продолговатого мозга в спинной мозг составляет 62 000 в 1 мм² (Лассек, Дауд, Вейль, 1930).

ДИАМЕТР ВОЛОКОН ПИРАМИДНОГО ПУЧКА

Диаметр волокон пирамидного пучка у человека представлен в табл. 63, 64, 65. При всем расхождении, имеющемся между различными авторами, очевидно, что диаметр большинства волокон не превышает 2 мк. В противоположность периферическим нервам в пирамидном пучке волокна сходного диаметра и скорости проведения проходят не вместе, а рассеяны среди волокон иного диаметра и скорости проведения (Брукхарт и Моррис — Brookhart, Morris, 1948).

Вейль и Лассек нашли, что диаметр волокон пирамидного пучка различен в разных сегментах спинного мозга: диаметр безмякотных колеблется в VIII шейном сегменте от 0,4 до 4,8 мк, а в I поясничном — от 0,4 до 4,2 мк, диаметр мякотных волокон колеблется в VIII шейном от 0,8 до 7,2 мк, а в I поясничном — от 0,9 до 11,0 мк.

По Глису (1957), в пирамидном пучке находится около 2% волокон диаметром от 11 до 22 мк, около 8% волокон диаметром от 5 до 11 мк и около 90% волокон диаметром от 1 до 4 мк.

По Хегквисту, в пирамидном пучке содержатся волокна диаметром от 1 до 21 мк. Повреждение пирамидного пучка в области внутренней сумки приводило к перерождению большей части волокон диаметром от 5 до 21 мк; перерожденные волокна подсчитывали на уровне III грудного сегмента спинного мозга.

Количество волокон различного диаметра у человека, по Ферхарту, представлено в табл. 65. Автор пользовался окраской метиленовым синим по Альцгеймеру — Манну — Хегквисту и импрегнацией серебром по Глису. У ребенка в случае разрушения патологическим очагом пирамидного пучка на одной стороне Ферхарт нашел компенсаторную гипертрофию противоположного пирамидного пучка. Эта гипертрофия (увеличение площади поперечного сечения) пирамидного пучка зависела от увеличившегося диаметра значительного количества тонких волокон. Компенсаторная гипертрофия противоположного пирамидного пучка была обнаружена и в другом случае, когда в пораженном пирамидном пучке сохранилось некоторое количество тонких волокон. При гипертрофии пирамидного пучка в нем на уровне продолговатого мозга было увеличено количество

толстых волокон, а именно количество волокон диаметром 3—5 мк было увеличено до 74 000, количество волокон диаметром 6—7 мк — до 31 000 и количество волокон диаметром 8 мк — до 20 000.

По Ферхарту и Крамеру (1952), в пирамидном пучке у человека диаметр 90% волокон не достигает 2 мк, а диаметр остальных 10% колеблется от 3 до 20 мк.

По данным Паттона и Амассиана (Patton, Amassian, 1960), среди мякотных волокон пирамидного пучка у человека содержится около 90% волокон диаметром меньше 4 мк. Эти волокна представляют собой волокна «А-дельта» или III группы. Только 1,75% мякотных волокон имеют диаметр, равный от 11 до 22 мк, т. е. принадлежат к I группе.

По Барону (1960), диаметр волокон пирамидного пучка у человека колеблется от 1 до 25 мк. Диаметр большинства волокон меньше 5 мк. Волокна диаметром от 5 до 10 мк составляют 9% и волокна диаметром больше 10 мк — 2% всех волокон.

Большинство тонких волокон входит в пирамидный путь из полей, лежащих за пределами моторной зоны коры и расположенных преимущественно впереди нее, между тем как толстые волокна возникают главным образом в моторной зоне коры.

В пирамидном пучке у макака Ферхарт (1948) измерял количество волокон различного диаметра как в основании ножки мозга, так и на уровне продолговатого мозга (табл. 66). Путем сопоставления количества волокон в различных отделах пирамидного пучка и корково-мостовых пучков Ферхарт пришел к выводу, что в основании моста заканчиваются волокна не только латерального и медиального отдела основания ножки мозга (пучки Тюрка и Арнольда), но и волокна из среднего отдела, в котором проходит пирамидный пучок. Наряду с этим большое количество тонких волокон переходит из пучка Арнольда в пирамидный пучок. Наконец, Ферхарт подтвердил на макаке установленное на человеке положение, согласно которому толстые волокна пирамидного пучка происходят главным образом из двигательного поля 4.

У тюленя диаметр 58% волокон равен не более 1 мк. Диаметр самых крупных волокон, которые встречаются очень редко, равен 25 мк.

§ 2. МЕСТО ВОЗНИКНОВЕНИЯ, МЕСТО ОКОНЧАНИЯ И ПЕРЕКРЕСТ ВОЛОКОН

МЕСТО ВОЗНИКНОВЕНИЯ ВОЛОКОН

Прежнее представление о том, что пирамидный путь начинается только в гигантских пирамидных клетках Беца поля 4 (Холмс и Мэй, 1909), было отвергнуто на основании количественных определений: у приматов количество волокон в пира-

мидном пучке на уровне продолговатого мозга ■ 35—50 раз превышает количество клеток Беца в поле 4 одного полушария (Лассек, 1940). При этом количество волокон крупного калибра в пирамидном пучке приблизительно соответствует количеству клеток Беца. У женщины 22 лет Лассек нашел ■ левом полушарии 34 562 клетки, а в правом — 34 183 клетки Беца. Бродман (1909) полагал, что в каждом полушарии человека ■ поле 4 находится около 25 000 клеток Беца.

Исследование распределения и количества гигантских клеток ■ поле 4, а также количества аксонов и площади сечения пирамидного пучка непосредственно выше перекреста пирамид привело Лассека и Уитли (1945) к выводу, что у человека по сравнению с обезьянами возрастает площадь поперечного сечения пирамидного пути в продолговатом мозгу, возрастает количество волокон пирамидного пучка (примерно на полмиллиона по сравнению с низшими и на четверть миллиона по сравнению с высшими обезьянами), увеличивается количество и размер крупных пирамидных клеток ■ поле 4, а местоположение их настолько сдвигается вверх и назад, что у человека большинство клеток Беца располагается на передней стенке центральной борозды в зоне ноги (табл. 67).

Интересно отметить, что в зоне руки количество клеток Беца в восходящем ряду приматов падает.

Далее было найдено, что как у человека, так и у животных пирамидный путь начинается не только в собственно двигательной коре, т. е. ■ пределах полей 4 и 6 прецентральной области, в агранулярной зоне, но и в других отделах коры большого мозга. По Хорани (Hogarty, 1958), пирамидный пучок у человека начинается в коре на территории меньшей площади, чем у высших животных, а именно на задней трети верхней и средней лобной извилин, передней и задней центральных извилинах, передней трети верхней теменной доли ■ оральном отделе надкраевой извилины. Только при очагах, ограниченных указанной территорией, он наблюдал перерождение волокон в пирамидном пучке у человека.

У человека в поле 4 на передней центральной извилине начинается 30% волокон пирамидного пути, а ■ коре задней центральной извилины 20%, как это было установлено путем подсчета количества волокон после очагового поражения различных отделов коры (Барон, 1960).

В пирамидном пучке животных и человека описаны не только нисходящие, но и восходящие волокна от спинного мозга и от ядер задних столбов в коре. В наблюдении Лассека и Ивенса у человека, умершего через 11 месяцев после почти полного удаления коры одного из полушарий по поводу опухоли, ■ пирамидном пучке на уровне продолговатого мозга практически исчезли все волокна, а ■ том же пучке на уровне III грудного

сегмента сохранилось до 30% волокон. Эти сохранившиеся волокна авторы на основании экспериментов на кошках склонны рассматривать как восходящие.

Топографию восходящих волокон пирамидного пучка в головном мозгу изучали у человека путем прослеживания перерождения волокон после операций на спинном мозге. Восходящие волокна пирамидного пучка перекрещиваются там же, где перекрещиваются его нисходящие волокна, затем они входят в варолиев мост, где отдают коллатерали к ядрам моста. В ножке и внутренней сумке восходящие волокна пирамидного пучка располагаются позади кортикоспинальных волокон и заходят в зону расположения височно-теменно-затылочного мостового пучка, т. е. пучка Тюрка (по данным Бродаля и Вальберга — Brodal, Wallberg, 1952; Натана и Смита — Nathan, Smith, 1955).

Макак. Экстирпация поля 4 вызывает по Хегквисту (Häggqvist, 1934) перерождение 20% волокон, а по Лассеку — от 27 до 40% волокон пирамидного пути. После повреждения пре- и постцентральной области перерождается 50% волокон (там же).

По Русселю и Майеру (1961), в поле 4 начинается 31%, в поле 6 — 29% и в коре теменной доли — 40% волокон пирамидного пути. В коре вблизи лобного полюса и в коре затылочной доли волокна пирамидного пути не возникают. Эти выводы были сделаны на основе опытов с экстирпацией различных отделов коры в правом полушарии и подсчета аксонов в правом и левом пирамидном пучке на уровне нижней трети нижней оливы. Количество перерожденных аксонов устанавливали путем вычитания количества сохранившихся аксонов из количества аксонов на противоположной стороне, где пирамидный пучок был сохранен. При этом исходили из установленного Мейером и Русселем в 1958 г. равенства количества аксонов в правом и левом пирамидном пучке у одной и той же обезьяны. Через 1 год после экстирпации всего изокортекса в пирамидном пучке сохраняется от 0,14 до 2,61% волокон. После экстирпации поля 6 в правом полушарии по истечении одного года в правом пирамидном пучке находили 71% количества аксонов, подсчитанных в левом пирамидном пучке у той же обезьяны, и отсюда заключали, что в поле 6 начинается 29% аксонов пирамидного пучка. Те же авторы установили, что после повреждения коры перерождение аксонов заканчивается только через 6—12 месяцев. Подсчет аксонов до истечения этого периода приводит к преуменьшению количества волокон, подвергающихся перерождению после поражения тех или иных отделов коры.

По Бертрану (Bertrand, 1956), часть волокон пирамидного пути у макака начинается в так называемом дополнительном двигательном поле, «supplementary motor area», на медиальной поверхности верхней лобной извилины. В этом месте возникает

больше ипсилатеральных волокон, чем в коре передней центральной извилины. Волокна, начинающиеся в дополнительном двигательном поле, представляют собой, таким образом, «истинную билатеральную систему» и отличаются от других по скорости проведения импульсов, а именно 89 м/сек на пути от коры до II шейного сегмента спинного мозга и 79 м/сек на пути от II шейного до XII грудного сегмента.

Кошка. В двигательной коре возникает 70 000 волокон (Глис, 1957); Руссель и Майер (1961) нашли, что после полной декортикации, так же как и после перерезки ножки мозга, в пирамидном пучке через один год после операции сохраняется всего 1,32% аксонов.

Вальберг и Бродал (Wallberg, Brodal, 1953) в экспериментах на кошке нашли, что часть волокон пирамидного пути начинается в височной и затылочной доле; среди этих волокон имеются толстые, средние и тонкие волокна. От височной и затылочной доли одного полушария волокна идут в передний и боковой пирамидные пучки с обеих сторон, частью перекрещиваясь в мозолистом теле и частью в *desussatio pyramidum*.

Ивенс и Лассек после экстирпации коры обоих полушарий нашли в пирамидном пучке на уровне спинного мозга значительное количество неперерожденных волокон, которые, очевидно, не являлись кортикоспинальными.

Бродал и Вальберг (1952) нашли в пирамидном пучке у кошки волокна различного калибра, восходящие от различных уровней спинного мозга, а также от ядер задних столбов к ядрам моста и к коре больших полушарий. Таких восходящих волокон в пирамидном пучке у кошки — около 4%. В отличие от волокон, идущих от ядер задних столбов в составе медиальной петли, волокна, восходящие к коре, идут не только в перекрестное, но и в гомолатеральное полушарие. Кревель и Ферхарт (Crevel, Verhaart, 1963) полагают, что у кошки в пирамидном пучке восходящих, равно как и перекрестных, волокон либо вовсе нет, либо совсем немного.

Путем отведения антидромных потенциалов от отдельных клеток Паттон и Амассиан (Patton, Amassian, 1960) нашли, что волокна пирамидного пучка начинаются от клеток всех слоев коры, исключая I и II слоя. Из 71 клетки, дающей начало аксонам пирамидного пучка, в слое III находилось 6 клеток, в слое V — 24 клетки, и в слое VI — 35 клеток. Вулси и Чанг (Woolsey, Chang, 1948) нашли, что скорость антидромных импульсов от продолговатого мозга до коры колеблется от 100 до 1,8 м/сек. Путем регистрации антидромных быстрых волн (спайков) в клетках Беца установлено (Паттон, 1960), что скорость их проведения колеблется от 64 до 5,6 м/сек. Филлипс (Phillips, 1956) путем внутриклеточного отведения от клеток Беца нашел скорость антидромного проведения равной от 78 до 18 м/сек.

МЕСТО ОКОНЧАНИЯ ВОЛОКОН

От одного и того же участка коры волокна проходят в различные сегменты спинного мозга. Этот факт был обнаружен в опытах на макаках. После экстирпации корковой зоны большого пальца у макака волокна выпали главным образом в шейном отделе пирамидного пути. Однако после экстирпации той же зоны, так же как и после экстирпации корковой зоны верхней конечности и морды, можно было проследить некоторое количество перерожденных волокон в пирамидном пучке вплоть до поясничных сегментов спинного мозга (Глис, Коле, Лиддел, Филлипс — Glees, Cole, Liddel, Phillips, 1950). В статье Глиса и Коле (1952) вновь подчеркивается на основании экспериментов с обезьянами, что один и тот же небольшой участок коры отдает в пирамидный пучок волокна, которые заканчиваются в различных сегментах спинного мозга.

У человека около 55% волокон пирамидного пути заканчиваются в шейных сегментах спинного мозга, 20% — в грудных и 25% — в поясничных сегментах.

У человека, как и у собаки, кошки, морской свинки и мыши, на уровне верхних 5 шейных сегментов заканчиваются от 25 до 30% волокон пирамидного пути, вступающих в спинной мозг (табл. 68). Как это ни удивительно, сегменты, иннервирующие мышцы головы и шеи, получают на одно и то же (по весу) количество мышечной ткани, примерно, в 4 раза больше пирамидных волокон, чем сегменты, иннервирующие мышцы руки, и в 7 раз больше волокон, чем сегменты, иннервирующие мышцы нижних конечностей (Лассек, Дауд и Вейль — Lassek, Dowd, Weil, 1930) (табл. 69).

С вышеприведенными данными согласуются расчеты Барона (1960), который нашел, что две трети волокон пирамидного пучка заканчиваются на протяжении от IV шейного сегмента до III грудного сегмента спинного мозга.

Относительно очень богатое снабжение верхних 5 шейных сегментов волокнами пирамидного пучка Вейль и Лассек (1929) объясняли тем, что в этих сегментах, иннервирующих мышцы головы и шеи, заложены центры, очень важные для жизнедеятельности животного. Вейль имел в виду центры, регулирующие позу и рефлекторные повороты головы в ответ на изменение положения туловища и конечностей. По-видимому, для того, чтобы кора могла осуществлять контроль над такими глубоко укоренившимися спинальными автоматизмами, необходимо участие большого количества проводников.

У человека, так же как и у собаки, в грудных сегментах заканчиваются 19% волокон пирамидного пучка, хотя мышечная масса грудных сегментов у человека значительно меньше, чем у собаки. В результате в грудных сегментах у человека прихо-

дятся 62 волокна на 1 г мышечной ткани, а у собаки — всего 21 волокно.

У кошки 50% волокон, находящихся в составе пирамидного пучка на уровне C_1 сегмента, заканчиваются не доходя до уровня T_1 сегмента спинного мозга, у овцы все волокна заканчиваются в верхнем отделе I шейного сегмента спинного мозга, по данным Кинга (King, 1911), который исследовал перерождение мякотных волокон по Марки после экстирпации двигательной коры. У лошади и осла все волокна пирамидного пучка заканчиваются не доходя до I шейного сегмента (Барон, 1960).

У котят, у которых после операций экстирпации коры наступало полное перерождение волокон пирамидного пучка в продолговатом мозгу, Лассек (1950) не мог обнаружить наличие перерожденных волокон ниже шейных сегментов спинного мозга. Он предположил, что либо волокна пирамидного пучка у кошки заканчиваются не доходя до грудных сегментов спинного мозга, либо перерожденные волокна не могли быть обнаружены ниже шейных сегментов, потому что они были замаскированы проходящими в той же зоне волокнами, не имеющими отношения к кортикоспинальной системе.

Эксперименты с регистрацией электрических потенциалов привели к заключению, что у кошек боковой пирамидный пучок заканчивается в основном в нижних шейных и верхних грудных сегментах, но отдельные волокна спускаются до уровня VI поясничного сегмента спинного мозга (Брукхарт и Моррис, 1948).

По данным Сентаготай — Шимерта (Szentágothai — Schimert, 1941), у кошек, собак и белых крыс волокна пирамидного пучка не подходят непосредственно к клеткам передних рогов. В том же году Ллойд (Lloyd, 1941) на основании электрофизиологических исследований нашел, что у кошки волокна пирамидного пучка заканчиваются на вставочных клетках.

Сентаготай нашел, что у кошек и собак волокна пирамидного пучка заканчиваются на клетках промежуточной зоны и основания заднего рога, волокна монаховского пучка заканчиваются на клетках промежуточной зоны, тектоспинальный пучок — на клетках заднего рога и nucleus cornucomissuralis ventralis. Непосредственно на мотонейронах передних рогов заканчиваются волокна вестибулоспинального пучка. Ферхарт (1962) описал у кошки окончание кортикоспинальных волокон пирамидного пучка в промежуточном сером веществе спинного мозга, ретикулярной формации продолговатого мозга, в основании заднего рога, столбе Кларка, в п. proprius задних столбов, но не нашел окончания волокон пирамидного пучка непосредственно на мотонейронах переднего рога спинного мозга. Каперс (Kuypers, 1960) различает в пирамидном пути у макака 3 группы волокон различного функционального значения: 1) волокна

от лобной области к ретикулярным ядрам продолговатого мозга и моста, 2) волокна от прецентральной области к мелкоклеточным ядрам латерального отдела ретикулярной формации продолговатого мозга и моста, а также к клеткам заднего рога и промежуточной зоны спинного мозга, т. е. к вставочным нейронам для ядер черепных и спинальных нервов, 3) волокна от пре- и постцентральной, а также верхней теменной области к пп. cuneatus, gracilis et proprius medullae spinalis. Третья группа волокон, по-видимому, обслуживает механизм обратной связи. Волокна II и III группы заканчиваются в основном в клетках ретикулярной формации, которые переключают импульсы, поступающие из коры большого мозга на клетки передних рогов спинного мозга. Вместе с тем среди волокон II группы у макака имеются волокна, непосредственно оканчивающиеся на мотонейронах передних рогов (на перекрестной стороне). У шимпанзе Каперс также описал окончание некоторой части волокон пирамидного пучка на мотонейронах передних рогов. Эти волокна происходят из каудальной части поля 4 и заканчиваются на мотонейронах, иннервирующих дистальные отделы конечностей.

До настоящего времени имеются сведения только о количестве волокон пирамидного пучка, заканчивающихся непосредственно на мотонейронах передних рогов спинного мозга. Волокна пирамидного пучка непосредственно подходят к клеткам передних рогов спинного мозга лишь у приматов, при этом у макака на клетках передних рогов заканчиваются 2% волокон пирамидного пути, у шимпанзе — 5% и у человека — 8% (Каперс — Kuypers, 1960).

Очередной задачей исследования пирамидного пучка является определение у человека и животных количества и диаметра волокон, заканчивающихся в различных клеточных структурах спинного мозга и мозгового ствола.

ПЕРЕКРЕСТ ВОЛОКОН

У млекопитающих изменчиво не только местоположение пирамидного пучка и количество содержащихся в нем волокон, но также изменчиво относительное количество перекрестных волокон.

У однопроходных, так же как и у сумчатых, пирамидный пучок располагается полностью или большей частью в заднем столбе. У грызунов пирамидный пучок располагается различным образом: у белки, крысы, мыши и морской свинки — в заднем столбе, у кроликов — в боковом столбе, а у крота — в переднем столбе; у хищных и приматов пирамидный пучок располагается в боковом столбе. Передний (или неперекрестный) пирамидный пучок имеется у человека, человекообразных обезьян,

а также у некоторых низших млекопитающих, например у дикобраза (Капперс, Губер, Кросби — Kappers, Huber, Crosby, 1936).

По Барону (1960), у человека 80% волокон пирамидного пучка перекрещиваются и 20% не перекрещиваются, ■ у хищных перекрещиваются 98% волокон и только 2% волокон не входят ■ перекрест.

У макака около 15—18% волокон пирамидного пучка проходят ■ спинной мозг, минуя перекрест. Кроме того, на основании гистологических препаратов можно допустить, что часть перекрестных волокон ■ спинном мозгу переходит обратно на гомолатеральную половину спинного мозга (Глис и Коле — Glees, Cole, 1952). Те же авторы нашли, что у макака ■ боковом пирамидном пучке проходят не только перекрестные, но ■ неперекрестные волокна: после экстирпации в правом полушарии небольшого участка поля 4 в зоне морды ■ верхней конечности при гистологическом исследовании в левом боковом пирамидном пучке на уровне I шейного сегмента оказалось 680 и ■ правом 105 перерожденных волокон, а на уровне I поясничного сегмента в левом боковом пирамидном пучке оказалось 70 и в правом 9 перерожденных волокон. Между тем, в переднем пирамидном пучке вовсе не оказалось перерожденных волокон.

По данным Хегквиста (1936) и др. авторов, у человека также ■ боковом пирамидном пучке, наряду с перекрестными, имеются и неперекрестные волокна, а ■ переднем пирамидном пучке, наряду с неперекрестными, встречаются перекрестные волокна.

Возможно, что передний пирамидный пучок имеется не у всех людей: Вейль и Лассек (1929) исследовали перерождение волокон в спинном мозгу после разрушения пирамидного пучка в головном мозгу у человека (10 наблюдений). Оказалось, что в 2 случаях не было обнаружено признаков наличия переднего пирамидного пучка, в 4 случаях зона перерождения волокон в переднем столбе не была четко отграничена и лишь в 4 случаях ■ переднем столбе находилась четко отграниченная зона перерожденных волокон, площадь которой равнялась от 8 до 16% площади перерожденного бокового пирамидного пучка.

Количество перекрестных волокон варьирует у человека от 0 до 100% (!), по Ниберг-Хансену и Ринвику (Niberg-Hansen, Rinvik, 1963).

Неперекрестные пути заканчиваются преимущественно ■ шейных сегментах (Патон и Амассиан, 1960).

У крысы пытались установить доминантную лапу (которой она удерживала пищу) и количество волокон в правом и левом пирамидном пучке на уровне II шейного сегмента спинного мозга. Какой-либо связи между количеством неперекрестных

волокон и доминантностью лапы не было обнаружено (Гудман и др. — Goodman a. oth., 1959).

Ферстер (Foerster, 1931) при электрическом раздражении коры большого мозга у человека находил ипсилатеральные двигательные точки для мышц лица, шеи и туловища. Ипсилатеральный ответ на раздражение появлялся только при неглубоком наркозе. При обычном наркозе ипсилатеральные волокна и клетки, от которых они происходят, не отвечают на раздражение, вероятно, в связи с редким расположением.

§ 3. ЗНАЧЕНИЕ ПИРАМИДНОГО ПУЧКА

Пирамидный пучок, иначе кортикоспинальный пучок, обозначается так же, как «путь произвольных движений». Последнее название возникло потому, что волокна пирамидного пучка контролируют деятельность поперечнополосатых мышц, которые уже свыше 100 лет противопоставляются в качестве «произвольных» гладким или «непроизвольным» мышцам. Но, во-первых, произвольные движения, согласно представлениям, развитым И. М. Сеченовым, столь же детерминированы, как и непроизвольные движения, в их основе также лежит рефлекторная деятельность. Поэтому произвольные движения происходят на том же анатомическом субстрате или, по выражению И. М. Сеченова, «объясняются той же анатомической схемой», что и непроизвольные движения. В самом деле, поперечнополосатая мускулатура участвует не только в произвольных движениях, но и в двигательных актах, происходящих независимо от деятельности высших центров, например в рефлексах позы или рефлекторных реакциях на болевое раздражение. По выражению Глиса (1957), поперечнополосатая мускулатура может быть подчинена произвольному контролю, однако часто ее деятельность в таком контроле не нуждается. Во-вторых, как это подчеркивал еще Ротман (Rothman, 1896), выполнение произвольных движений происходит при участии не только пирамидного пучка, но и других проводников. Такого же мнения придерживаются современные исследователи. Анализ анатомических данных позволяет предполагать, что пирамидный пучок представляет собой не единственный кортикофугальный путь, посредством которого осуществляются тонкие произвольные движения. Есть основания предполагать, что корково-рубро-спинальный путь имеет существенное значение для той же функции (Нибберг-Хансен, Ринвик, 1963).

Пирамидный пучок рассматривается так же, как путь, служащий для непосредственного воздействия головного мозга на центры спинного мозга. Однако, принимая, что кора большого мозга посредством волокон пирамидного пучка непосредственно

воздействует на клетки спинного мозга, не обязательно иметь в виду только клетки передних рогов. У кошек волокна пирамидного пути заканчиваются на вставочных клетках бокового и заднего рогов и только у приматов часть волокон заканчивается на клетках переднего рога.

В. М. Бехтерев (1905) главное значение пирамидного пучка видел в том, что он служит для тонко дифференцированных («обособленных» по выражению В. М. Бехтерева) движений. Пирамидные пути «суть пути, производящие координированные мышечные движения, с другой стороны, вызывающие расслабление координированных движений, специально же они служат для вызывания обособленных движений в противоположных конечностях» (В. М. Бехтерев, 1905, т III, стр. 917). Под обособленными движениями Бехтерев понимал движения пальцев, кисти, а у животных «движение членами в форме орудий, например поднятия лапы, употребления конечности при глотании кости для ее удержания и пр.». По мере того, как у обезьян и особенно у человека совершенствуются тонко дифференцированные движения и еще больше подчиняются волевым импульсам, происходит развитие корковых двигательных центров и особого проводника для передачи волевых импульсов, управляющих обособленными движениями. «Вот почему пирамидный пучок является естественным последствием дифференцировки мозговых проводников, предназначенных для особой специальной цели, состоящей в передаче от коры к низшим центрам импульсов для обособленных движений. Поэтому вместе с большим развитием у животных обособленных движений всегда обнаруживается и большее развитие пирамидных пучков» (там же, стр. 922).

Выработанное В. М. Бехтеревым 60 лет тому назад представление о росте пирамидного пучка в филогенезе получило блестящее подтверждение в трудах Ферхарта, Капперса, Губер, Кросби, Лассека и др.

Наряду с этим количественные определения места начала и окончания волокон пирамидного пучка, их перекреста, спектра волокон, т. е. процентного соотношения волокон различного диаметра и других присущих им особенностей у человека и животных, раскрыли сложность структуры и многозначность функций пирамидного пучка.

Пирамидный пучок возникает из клеток, расположенных в различных областях коры большого мозга. Этим объясняют сравнительно быстро наступающую у животных компенсацию функций пирамидного пучка после повреждения какого-либо отдела мозга.

Наличием сравнительно большого количества неперекрестных волокон у человека объясняется сохранность некоторых двигательных функций на перекрестной стороне и временное

нарушение функций на гомолатеральной стороне после повреждения и гибели двигательной зоны коры в одном полушарии.

Наряду с данными, свидетельствующими о тождественности функций перекрестных и неперекрестных волокон, в литературе опубликованы наблюдения, из которых следует вывод, что прямые и перекрестные волокна различаются между собой по своей функции. Так, перекрестные волокна пирамидного пучка, согласно экспериментам, произведенным Бернгардом, Бомом и Петерсеном (Bernhard, Bohm, Petersen, 1953) на обезьянах, тормозят импульсы, приходящие к мотонейронам переднего рога спинного мозга из гомолатеральной двигательной коры по неперекрестным волокнам и пропускают их только после более длительного латентного периода.

Пирамидный пучок представляет собой скоростной путь связи коры со спинным мозгом, между тем как все другие двигательные пути, возникающие в коре, представляют собой медленные пути связи, потому что они переключаются в подкорковых центрах. Быстрой передаче в системе волокон пирамидного пути служат только наиболее крупнокалиберные волокна, начинающиеся в клетках Беца. Большая же часть волокон пирамидного пути, состоящая из волокон малого диаметра, проводит импульсы медленнее.

Диаметр волокон пирамидного пучка колеблется в широких пределах: от 1 до 25 мк у человека. Следовательно, в пирамидном пучке различные волокна проводят нервные импульсы с различной скоростью и даже создается возможность обгона одних импульсов другими, т. е. импульс, который вышел из коры большого мозга и прошел по волокнам, проводящим с большой скоростью, может подойти к мотонейронам спинного мозга раньше, чем импульс, который вышел из коры раньше него, но прошел по волокнам, проводящим с малой скоростью.

Впервые скорость проведения по волокнам пирамидного пути определил Ллойд (1941) в опытах, в которых было исключено проведение по волокнам экстрапирамидной системы. Он отводил потенциалы от бокового столба спинного мозга у децеребрированной кошки; пирамиды раздражали выше уровня, на котором весь продолговатый мозг, за исключением пирамидного пучка, был перерезан. Наибольшая скорость проведения оказалась равной 60—65 м/сек, наименьшая — не была определена. Некоторые волокна проводили со скоростью 18 м/сек.

Судя по антидромным импульсам, регистрируемым в пирамидах продолговатого мозга у кошки в ответ на раздражение боковых столбов спинного мозга, следует полагать, что в пирамидном пучке встречаются волокна, проводящие со скоростью от 164 до 1,8 м/сек. При этом диаметр осевых цилиндров пирамидного пучка у кошки колеблется от 1 до 12,5 мк.

В больших полушариях скорость проведения по волокнам пирамидного пучка выше, чем в спинном мозгу. Скорость проведения от коры до продолговатого мозга по данным, полученным в экспериментах на кошках, равна от 80 до 100 м/сек.

Большая скорость проведения центрального сегмента пирамидного пучка, может быть, зависит от того, что в этом сегменте содержится больше крупнокалиберных волокон, которые затем после отхождения коллатералей к ядрам моста и среднего мозга уменьшаются в диаметре (Паттон и Амассиан, 1960).

У обезьян Паттон и Амассиан (1954) регистрировали волны, которые проходили от шейного до поясничного отдела спинного мозга со скоростью 52 м/сек. Среди волокон пирамидного пучка у обезьян наибольшей скоростью проведения (65—70 м/сек) обладают прямые кортикоспинальные, моносинаптические, т. е. заканчивающиеся непосредственно на мотонейронах передних рогов спинного мозга. Их диаметр равен 12—14 мк. Они проходят к клеткам передних рогов, иннервирующим преимущественно дистальные отделы передних и задних конечностей. При этом моносинаптические волокна для сгибателей и разгибателей начинаются в пространственно разграниченных участках коры и проходят в спинной мозг как в боковом, так и в переднем пирамидном пучке к мотонейронам своей и перекрестной стороны (Бернар и Бом, 1954).

Глава V

ЧЕРЕПНОМОЗГОВЫЕ НЕРВЫ

§ 1. ПОДЪЯЗЫЧНЫЙ НЕРВ

Человек. Количество клеток в ядре подъязычного нерва, равное по В. Н. Лариной 6970 (1960), более или менее совпадает с числом волокон в подъязычном нерве, которое по старым данным, приведенным Фирортом (1906), равно 4500—5000. Томаш и Этемади (Tomash, Etemadi, 1962) у 42-летнего мужчины нашли в правом ядре 7692 и в левом 7888 клеток. Они, так же как и В. Н. Ларина, считали на 20-микронных срезах только те клетки, в которых было видно ядрышко.

Длина (оро-каудальный размер) ядра подъязычного нерва колеблется от 10 до 12 мм по Гудовернигу (Hudovernig, 1907, 1908), от 8 до 10 мм по Ольшевскому и Бакстеру (Olszewski, Baxter, 1954) и от 7 до 10 мм по В. Н. Лариной (1960). Объем ядра равен 6,15 мм³ (немного меньше, чем у макака), но в 2,5 раза больше, чем у собаки.

Объем ядра подъязычного нерва составляет у людей в возрасте от 3 месяцев до взрослого от 0,8 до 0,6% объема ствола по Хаясимото (1960). С возрастом относительная величина объема ядра XII нерва падает. В онтогенезе скорость роста ядра в возрасте от 3 месяцев до года больше, чем от 1 года до 14 лет. Тот же автор вычислил относительный объем подъядер ядра подъязычного нерва. Он подразделяет ядро на 3 клеточные группы: 1) «Л» совпадает с вентролатеральным ядром Барнара или частью вентрального ядра Капперса; 2) «В» располагается на месте латерального и вентрального ядер Барнара или медиального и части вентрального ядер Капперса; 3) «М» располагается на месте дорсолатерального и дорсомедиального ядер Барнара или дорсолатерального ядра Капперса. «Л» и «В» иннервируют преимущественно подбородочно-язычную систему мышц языка, а «М» иннервирует главным образом подъязычную систему мышц. Объем «М» составляет 38—47% объема всего ядра подъязычного нерва, объем «Л» — 28—34% и объем «В» — от 22—28%. Клетки в ядре подъязычного нерва распо-

§ 2. БЛ
Человек. Количество в
было измерено Гоффмано
Нерв действительно анатомиче
было найдено 32 500 и в слес
ных — справа 8743 и слева
авторы подразделили на с

лагаются менее плотно, чем в других формациях: всего 11,33 клетки ■ 0,01 мм³.

Большинство клеток имеет в длину от 31 до 40 мк, клетки длиной более 51 мк встречаются редко. По сравнению с собакой у человека больше клеток выше и ниже средней величины.

Таким образом, у человека более разнообразен набор клеток различной величины. По своей форме клетки ядра подъязычного нерва у человека также более разнообразны, чем у собаки. При этом у обоих видов преобладают мультиполярные угловатые клетки (табл. 70).

По данным Томаша и Этемади, диаметр ядра колеблется от 8 до 26 мк, а ядрышка — от 2 до 7 мк. При этом большинство клеток (90—95%) имеют ядро диаметром от 12 до 16 мк и ядрышко диаметром от 3,5 до 4 мк. Отношение объема ядра к объему ядрышка колеблется от 3,3:1 до 4,0:1. Средний размер сечения клетки равен 236 мк². Объем ядер в большинстве клеток, по Луди (Ludi, 1951), равен от 1652 до 1965 мк³, а по Томашу и Этемади — почти вдвое меньше, и в большинстве клеток колеблется от 694 до 825 мк³.

Макак. Объем ядра подъязычного нерва у *macacus irus* равен 8,7 мм³ или 1,36% объема ствола на уровне расположения ядра подъязычного нерва. Медиальная группа клеток занимает 42,6% объема ядра, латеральная — 33,5% ■ вентральная — 23,5% (Киси, Хирата, Хаясимото, 1959).

Собака. Объем ядра подъязычного нерва по В. Н. Лариной (1960) равен 2,57 мм³. В нем содержится 7870 клеток (измерения были произведены по ядрышкам на срезах толщиной 20 мк), которые расположены более густо, чем у человека: ■ 0,01 мм³ находятся в среднем 30,62 клетки. Длина и форма клеток представлены в табл. 70.

Кролик. По Братгару, Эдштрему и Хидену (Brattgard, Edstgöm, Nyden, 1958), объем клетки ядра подъязычного нерва у кролика в переводе на нефиксированное состояние равен 13 300 мк³. Тело ее весит 2770 нг (нг=10⁻¹² г). После перерезки подъязычного нерва объем клеток ■ его ядре в состоянии ретроградного перерождения увеличивается. Это увеличение начинается на 5-й день и держится до 42-го дня после операции.

§ 2. БЛУЖДАЮЩИЙ НЕРВ

Человек. Количество волокон в стволе блуждающего нерва было измерено Гоффманом и Кунтцом (Hoffman, Kuntz, 1957). Непосредственно дистально от ganglion nodosum в правом нерве было найдено 32 500 и в левом — 35 500 волокон, из них мякотных — справа 8743 и слева — 5667 волокон. Мякотные волокна авторы подразделили на более тонкие диаметром меньше 4 мк

и более толстые диаметром больше 4 мк. В правом нерве оказалось 6180 тонких и 2563 толстых волокна, а в левом нерве — 3431 тонких и 2236 толстых волокна.

У места отхождения возвратного нерва количество волокон в блуждающем нерве увеличивается: в правом нерве тотчас проксимально от места отхождения возвратного нерва было найдено 34 100 волокон и в левом — 42 500 волокон. Увеличение количества волокон в дистальном отделе нерва по сравнению с его проксимальными отделами авторы объясняют тем, что волокна ствола блуждающего нерва отдают коллатерали.

Мякотные волокна в стволе блуждающего нерва дистально от ganglion nodosum сразу по выходе из узла составили 20—25% всех волокон, а на уровне диафрагмы — всего 8%. Повышение процента безмякотных волокон в дистальном отделе ствола блуждающего нерва по сравнению с его проксимальным отделом объясняют тем, что некоторые волокна, обладающие миелиновой оболочкой, в своем проксимальном отделе ее теряют.

Гоффман (1958) на материале 17 вскрытий в стволе блуждающего нерва на уровне середины шейных сегментов нашел больше мякотных волокон, чем Гоффман и Кунтц: в правом нерве находилось от 8996 до 33 697, в среднем — 19 991 мякотных волокон, S (квадратическое отклонение) — 1364 волокон, в левом — от 6398 до 30 065, в среднем — 15 552 мякотных волокон, S — 1639 волокон.

Как следует из работы Гоффмана, Шнитцлейна (1961), общее количество волокон (мякотных и безмякотных) в стволе блуждающего нерва колеблется в широких пределах — от 45 000 до 153 000. В среднем в правом нерве находилось $105\,375 \pm 6281$ и в левом — $87\,379 \pm 3948$ волокон; мякотные волокна составили 19% всех волокон.

В шейном отделе блуждающего нерва количество волокон диаметром менее 3 мк колебалось от 5797 до 19 572, диаметром от 3 до 9 мк — от 1077 до 3321 и диаметром 10 мк и более — от 0 до 1532.

Количество волокон в стволе блуждающего нерва на уровне диафрагмы колебалось от 536 до 5171, составляя в среднем 2035, при S (квадратическое отклонение) — 978 волокон. Итак, количество волокон в стволе блуждающего нерва у человека колеблется в весьма широких пределах — от 50 000 до 150 000, большинство волокон лишено миелина, преобладают волокна малого диаметра. Количество волокон в стволе блуждающего нерва на уровне диафрагмы весьма незначительно — в среднем около 2000. В дистальном отделе ствола блуждающего нерва на уровне диафрагмы изменчивость количества волокон (от 500 до 5000) еще больше, чем в проксимальных отделах ствола блуждающего нерва.

Количество мягкотных волокон в правом возвратном нерве после отхождения торакальных ветвей, по данным Гоффмана (1958), полученным на материале 17 вскрытий, колебалось от 1405 до 3126 и составило в среднем 2339, S (квадратическое отклонение) — 148, а в левом — колебалось от 1116 до 4096 и составило в среднем 2553 волокна (квадратическое отклонение — 247 волокон). Общее количество волокон, и мягкотных и безмякотных, в возвратном нерве, по данным Гоффмана и Шнитцлейна (1961), колеблется от 3651 до 16806. В правом нерве они нашли в среднем 8003 и в левом — 7496 волокон; мягкотные волокна составили 35% всех волокон. Диаметр большинства мягкотных волокон, по данным тех же авторов, равен от 8 до 10 мк.

В стволе и ветвях блуждающего нерва у человека и животных находится довольно большое число нервных клеток. Среди них различаются униполярные клетки, подобные клеткам чувствительных узлов, и мультиполярные клетки двигательного типа (Б. А. Долго-Сабуров, 1936). Клетки располагаются поодиночке или группами в стволе и ветвях блуждающего нерва. Ботар с сотр. (Botar et al., 1960) нашли, что у человека, собаки и кошки большая часть клеток расположена в ветвях блуждающего нерва, направляющихся к дыхательному аппарату, а именно в п. laringicus cranialis, в котором встречаются скопления, содержащие до 200 клеток, в п. gessgens, а также в ветвях, направляющихся к трахее, бронхам и легким. Кроме того, нервные клетки встречаются в тех отделах ствола блуждающего нерва, от которых отходят ветви к дыхательному аппарату. В нервах, направляющихся к сердцу и пищеварительному тракту, ганглиозные клетки почти (или совсем) не встречаются. Поэтому Ботар с сотр. рассматривают клетки, расположенные в стволе блуждающего нерва, как составную часть экстрамуральных узлов дыхательного аппарата. Количество клеток в стволе блуждающего нерва весьма изменчиво от случая к случаю, и притом оно неодинаково в правом и левом нерве.

Ботар с сотр. (1950) при тотальном исследовании блуждающего нерва на препаратах, взятых от трупа одного человека, нашли в правом нерве 1778 клеток и в левом — 1647 клеток. Из них в его стволе находилось справа 755 и слева 480 клеток, а в его ветвях — справа 1024 и слева — 1167 клеток.

По Гоффману и Кунтцу (1957), количество клеток в стволе блуждающего нерва колеблется в весьма широких пределах: от 8 до 1875 (табл. 71).

Длина дорсального двигательного ядра блуждающего нерва — nucleus dorsalis motorius vagi — равна около 10 мм (Этемади — Etemadi, 1961).

Количество ганглиозных клеток, подсчитанных на 20-микронных срезах по ядрышкам, у взрослого мужчины было равно

9423 в правом дорсальном двигательном ядре и 9466 — в левом; количество веретенообразных средней величины клеток в правом ядре равнялось 7230 и в левом — 7369 (77%), веретенообразных пигментированных клеток в правом — 1046 и в левом — 1039 (11%), более крупных полиморфных клеток в правом — 1147 и в левом — 1058 (12%). Площадь поверхности одной веретенообразной клетки дорсального двигательного ядра была равна 131 мк^2 , пигментированной — 135 мк^2 и полиморфной — 160 мк^2 . Диаметр клеток колеблется от 6 до 17 мк, чаще встречаются клетки диаметром от 8 до 11 мк.

Диаметр ядрышка колеблется от 2 до 4 мк и составляет в среднем 3,5 мк (Этемеди).

Объем ядер в большинстве клеток колеблется от 1389 до 1956 мк^3 (Луди, 1951).

Длина п. *ambiguus* равна, по Ольшевскому и Бакстеру (1954), 16 мм, по Томашу и Эбнессайаде (Tomasch, Ebnessajade, 1961) — от 10,52 до 10,84 мм, а по К. А. Карапетян (1961) — 11 мм. Расхождение между авторами, может быть, можно объяснить тем, что клетки п. *ambiguus* расположены среди клеток ретикулярной формации таким образом, что на серии срезов толщиной 20 мк клетки этого ядра иногда видны не на всех срезах (они расположены по длине продолговатого мозга колонной, местами прерывающейся). Возможно, что Ольшевский и Бакстер причислили к п. *ambiguus* также крупные полиморфные клетки, расположенные в стволе на некотором удалении (рострально или каудально) от этого ядра.

Количество клеток у мужчины 42 лет в левом п. *ambiguus* было равно 1941 и в правом — 1836, по данным Томаша и Эбнессайаде, которые подсчитывали клетки по их ядрышкам на 20-микронных срезах.

К. А. Карапетян, которая пользовалась той же методикой, при исследовании правых и левых ядер в 3 мозговых стволах взрослого человека нашла, что количество клеток в п. *ambiguus* колебалось от 1130 до 2750 и равнялось в среднем в левых ядрах 1903 и в правых — 1593.

В п. *ambiguus* можно выделить мультиполярные, веретенообразные и округлые клетки. По процентному содержанию клеток различных форм это ядро у человека мало отличается от того же ядра у собаки (табл. 72).

Площадь поверхности одной клетки колебалась от 109 до 1037 мк^2 и составляла в среднем в правом ядре 351 мк^2 и в левом 358 мк^2 в случае, исследованном Томашом и Эбнессайаде. Объем ядер колеблется от 491 до 2335 мк^3 , чаще — от 982 до 1652 мк^3 . Отношение диаметра ядра к диаметру ядрышка колебалось от 1,30:1 до 5,30:1 и чаще всего было равно 3,30:1 (Томаш и Эбнессайаде). По Луди (1951), объем клеточных ядер

колеблется от 491 до 2336 мк^3 , т. е. в пределах, близких к тем, которые указывают Томаш и Эбнессайаде.

Собака. Количество ганглиозных клеток в правом стволе блуждающего нерва оказалось равным 119, а в его ветвях — 50, всего в правом блуждающем нерве находилось 169 клеток, в левом стволе у той же собаки находилось 50 клеток, в его ветвях — 196, а всего в нерве — 346 клеток (Ботар с сотр., 1950).

Длина п. *ambiguus* равна 5—6 мм, количество клеток в 6 ядрах колебалось от 380 до 1620 и было равно в среднем 1008 (К. А. Карапетян).

Относительное количество клеток различной формы представлено в табл. 72.

Кошка. Количество клеток в г. *podosum* у 14 кошек колебалось от 22 134 до 29 411, по данным Фоли и Дюбуа (Foley, Du Bois, 1937), и по данным Джонса (Jones, 1937), полученным при подсчете клеток в 11 узлах, — колебалось от 25 800 до 29 600 и составило в среднем 26 200.

Количество клеток в г. *jugulare* у 11 кошек колебалось от 6721 до 10 897 и составляло в среднем 8723. После перерезки ствола блуждающего нерва ретроградному перерождению подверглось 15% клеток, а после перерезки п. *auricularis* — 73% клеток, составляющих г. *jugulare* (Фоли и Дюбуа, 1937).

Отсюда следует, что лишь небольшое количество сенсорных волокон шейного отдела блуждающего нерва возникает из клеток г. *jugulare*. Напомним, что п. *auricularis*, который содержит около 25% всех сенсорных волокон системы блуждающего нерва у кошки, возникает на середине г. *jugulare*, проходит латерально в барабанную полость, затем в *canalis facialis* и покидает полость черепа вместе с лицевым нервом, направляясь к коже в области наружного уха.

В стволе блуждающего нерва находится, по Фоли и Дюбуа (1937а), от 33 554 до 39 166 осевых цилиндров, из них афферентных (как установлено путем опытов с перерезками) — от 26 164 до 31 387. Афферентные волокна составляют от 65 до 80% всех волокон, а двигательные — от 20 до 35%. Миелинизировано около 33% волокон, при этом миелинизировано от 10 до 20% сенсорных волокон и от 48 до 71% — двигательных (табл. 73).

По Джонсу (1937), общее количество волокон в блуждающем нерве проксимально от г. *podosum* равно в среднем из 9 определений 28 900, а дистально от того же узла в среднем из 13 определений — 34 300. Несмотря на то, что все клетки г. *podosum* представляют собой униполярные клетки и несмотря на то, что в г. *podosum* не обнаружено синапсов, Джонс на том основании, что в блуждающем нерве дистально от г. *podosum* содержится больше волокон, чем проксимально от

него, предполагает, что часть клеток *g. nodosum* являются двигательными клетками (табл. 74).

Форма, местоположение и связи ганглиозных клеток в стволе блуждающего нерва были изучены Б. А. Долго-Сабуровым (1936) в эксперименте. Он перерезал у кошек блуждающий нерв в различных его отделах и изучал ретроградное перерождение на препаратах, окрашенных по Нисслию, и типы клеток на препаратах, окрашенных по Гросс-Бильшовскому; у 5 кошек Б. А. Долго-Сабуров нашел в средней и шейной части ствола левого блуждающего нерва 16 клеток, а правого — 36, в грудной части — соответственно 264 и 310 и в брюшной — 23 и 58, всего в левом блуждающем нерве было найдено 303, а в правом — 404 клетки. Часть этих клеток представляла собой мультиполярные двигательного типа вегетативные клетки, на которых были видны окончания преганглионарных аксонов. Другие же клетки, расположенные главным образом в шейной части ствола, не отличались по форме от клеток чувствительных, расположенных в *g. jugulare* и *g. nodosum*, т. е. они представляли собой униполярные клетки с изогнутым отростком и образованием типичных гломерул.

Ботар с сотр. (1950) нашли у кошки в правом блуждающем нерве 376 и в левом — 496 клеток. Из них в правом стволе находилось 205 и в левом — 243 клетки, а в ветвях справа — 171 и слева — 253 клетки.

Очень большое колебание количества клеток в стволе блуждающего нерва — от 0 до 6987 клеток — нашли Гоффман и Кунтц (1957) (табл. 75).

Кролик. Волокна блуждающего нерва были подсчитаны Эвансом в Муррей (Evans, Murrey, 1954). В шейном отделе блуждающего нерва содержится около 23 000 волокон, из них мякотных — 13%. Опыты с перерезками привели к выводу, что среди них находится всего от 20 до 25% эфферентных волокон (табл. 76). Почти все крупные волокна диаметром свыше 10 мк и около 40—50% мелких волокон диаметром менее 4 мк представляют собой эфферентные волокна. Почти все волокна диаметром от 4 до 10 мк являются афферентными (табл. 77).

Все волокна возвратного нерва, направляющиеся к мышцам гортани, являются эфферентными. Этот факт находится в соответствии с отсутствием мышечных веретен во внутренних мышцах гортани. Торакальные ветви блуждающего нерва, иннервирующие сердце, содержат афферентные и эфферентные как мякотные, так и безмякотные волокна.

Двигательные волокна к мускулатуре бронхов миелинизированы. Афферентные импульсы от легких проводятся мякотными волокнами диаметром от 1 до 12 мк и небольшим количеством безмякотных волокон.

Блуждающий нерв при входе в брюшную полость содержит около 26 000 безмякотных волокон, среди которых не более 10% двигательных. На этом уровне блуждающий нерв содержит не более 75 мякотных волокон.

Брюшная часть ствола блуждающего нерва на половину является перекрестной, т. е. получает, примерно, одинаковое количество волокон от шейного отдела правого и левого блуждающих нервов (табл. 78).

§ 3. НЕРВ УЛИТКИ

Человек. Количество волоковых клеток кортиева органа равно около 25 000.

Количество ганглиозных клеток в *g. spirale* у 10 взрослых колебалось от 23 100 до 39 114, в среднем 29 024. Среднее число ганглиозных клеток в 1 мм по длине кортиева органа равно у основания улитки 983, в среднем отделе улитки — 1215 и 1144, а у ее верхушки — 608 (Гилд — Guild, 1932).

Количество волокон в стволе нерва улитки равно 31 000 (Ларселль — Larsell, 1951). Диаметр волокон колеблется от 1 до 9 мк. Диаметр 75% волокон равен от 2 до 5 мк, 14% — от 5 до 9 мк (Энгстрем и Рексед — Engström, Rexed, 1940). По Лазорт, Лаком, Гобер и Планель (Lazorthes, Lacomme, Gaubert, Planel, 1961) диаметр 79,7% волокон улиткового нерва колеблется от 2 до 4 мк.

Длина дорсального ядра нерва улитки равна 2—3 мм и длина его вентрального ядра — 3 мм (Ольшевский и Бакстер, 1954). По Зворыкину (1959), объем дорсального ядра нерва улитки равен 1,2 мм³, а вентрального ядра — 10,3 мм³.

Густота расположения ганглиозных клеток в дорсальном ядре нерва улитки составляет от 56 до 120 клеток в 0,01 мм³ (С. М. Блинков, 1963).

Дорсальные и вентральные ядра улитки сходны между собой по распределению ядер различного объема; преобладают ядра объемом от 491 до 694 мк³, но в вентральном ядре улитки чаще, чем в дорсальном, встречаются ядра более крупных размеров (Луди, 1951).

Обезьяны. У макака в ядрах улиткового нерва находится 88 000 клеток, плотность расположения составляет 15,5 клеток в 0,01 мм³ (Чау, Као Лиан — Chow, Kao Liang, 1951). Объем ядер нерва улитки измерен у мангобея: объем дорсального ядра равен 0,53 мм³, а вентрального ядра — 2,58 мм³ (В. П. Зворыкин, 1957).

Собака. Объем дорсального ядра нерва улитки равен 4,01 мм³, а вентрального ядра — 8,19 мм³ (В. П. Зворыкин).

Грызуны. В улитковом нерве белой крысы содержится 3000 мякотных волокон (Друглевер Фортун — Drooglever Fortuin, 1914).

У грызунов объем ядер нерва улитки составляет 5—8% объема мозгового ствола на уровне этих ядер и колеблется от 0,3 мм³ у мыши до 9,1 мм³ у кролика. Объем вентрального ядра у всех грызунов больше объема дорсального ядра (табл. 79, по данным Танигути, 1959).

Рукокрылые. Объем ядер нерва улитки составляет от 5 до 14% объема мозгового ствола на уровне ядер (Танигути, 1959), от 2,92% до 3,97% у летучих мышей (ориентирующихся в окружающем главным образом по слуху) и 1,15% у летучей собаки (Pteropus), ориентирующейся главным образом посредством зрения и обоняния (Лютгемайер — Lütgemeier, 1962). Объем ядер нерва улитки у летучей мыши равен 0,9 мм³ по Танигути, 0,25 мм³ — по В. П. Зворыкину (1959), и не более 0,035 мм³ (1) — по Лютгемайеру. Отношение объема вентрального ядра улитки к объему дорсального ядра улитки у летучей мыши равно 3,7 по Танигути, 11 — по В. П. Зворыкину и 4,0 — по Лютгемайеру.

§ 4. ВЕСТИБУЛЯРНЫЙ НЕРВ

Человек. Площадь, занятая чувствительными клетками во внутреннем ухе, равна 11,27 мм², т. е. больше, чем у всех позвоночных, исключая акул; у акулы весом 930 г площадь оказалась равной 21,2 мм² (Фридман и Уокер — Freedman, Walker, 1942).

Количество миелиновых волокон в вестибулярном нерве равно от 14 000 до 24 000, в среднем 19 000 (Ларселль — Larsell, 1951).

Диаметр волокон вестибулярного нерва колеблется от 1 до 13 мк, диаметр 88,5% волокон равномерно распределен в пределах от 2 до 9 мк (Энгстрем, Рексед, 1940). По Лазорту и др. (1961), диаметр 89% волокон равен от 2 до 6 мк и 10,8% — от 8 до 10 мк.

Нижеследующие сведения о топографии вестибулярных ядер и о количестве клеток в них приводятся по данным В. С. Пономарева (1958).

Комплекс вестибулярных ядер протягивается в орор-каудальном направлении на расстоянии от 9,2 до 12 мм. Наибольшим протяжением и орор-каудальном направлении отличается медиальное ядро (табл. 80). В среднем из 4 наблюдений и медиальном ядре было найдено около 120 000 клеток, и латеральном — около 50 000 и столько же в нисходящем, а и верхнем — около 35 000 клеток. Густота расположения ганглиозных клеток оказалась в медиальном и нисходящем ядрах почти вдвое больше,

чем в латеральном и верхнем ядрах: в $0,01 \text{ мм}^3$ медиального ядра находилось в среднем около 50 клеток, нисходящего — около 40, латерального — около 23 и верхнего — около 19 клеток.

Количество самотохромных клеток в среднем колеблется от 72,1% в латеральном ядре до 61,9% в медиальном ядре.

Крупных клеток длиной свыше 30 мк больше всего в латеральном ядре, в котором они составляют 16,6% всех самотохромных клеток. Крупные клетки в медиальном ядре составляют 6,2%, в верхнем — 6,7% и нисходящем — 10,7% всех самотохромных клеток.

Различные ядра отличаются между собой по относительному количеству различных клеточных форм (табл. 81). При этом во всех четырех вестибулярных ядрах среди мелких клеток, т. е. клеток длиной менее 30 мк, преобладают округлые клетки.

Эксцентрическое расположение ядра встречается в среднем в 2,6% всех клеток вестибулярных ядер. Среди крупных мультиполярных клеток эксцентричное положение ядра наблюдается значительно чаще — от 13,4 до 19,1% в разных вестибулярных ядрах.

По данным Луди (1951), в клетках медиального и верхнего вестибулярного ядер чаще встречаются ядра объемом от 490 до 580 мк^3 , а в клетках латерального — от 820 до 980 мк^3 .

Макак. В среднем из 4 наблюдений в медиальном ядре находилось около 77000 клеток, нисходящем — около 34000, латеральном — около 16000 и верхнем — около 17000 клеток. Как и у человека, густота расположения клеток в медиальном и нисходящем ядрах оказалась выше, чем в латеральном и верхнем ядрах. В $0,01 \text{ мм}^3$ мозгового вещества в медиальном ядре располагалось около 90 клеток, в нисходящем — около 70, в латеральном — около 27 и в верхнем — около 49 клеток (по данным В. С. Пономарева).

Собака. В среднем из 4 наблюдений в медиальном ядре находилось около 64000 клеток, нисходящем — около 28000, латеральном — около 18000 и верхнем — около 23000 клеток. По густоте расположения ганглиозных клеток выявилась глубокая разница между медиальным и латеральным ядрами: в первом находилось около 64, во втором — около 17 клеток в $0,01 \text{ мм}^3$. В нисходящем ядре находилось около 46 клеток и в верхнем — около 35 клеток в $0,01 \text{ мм}^3$ (по данным В. С. Пономарева).

Кошка. Размеры клеток вестибулярных ядер у кошки были исследованы Е. Г. Балашовой (цит. по Б. Н. Косовскому и Б. Н. Космарской, 1961).

Средняя величина профильного поля (произведение наибольшей длины и ширины тела клетки на срезе, проведенном через ядро и ядрышко) крупных самотохромных клеток ядра Дейтерса равна 4002 мк^2 , мелких — 714 мк^2 , крупных клеток ядра

Бехтерева — 630 мк^2 , мелких — 252 мк^2 , крупных клеток ядра Роллера — 612 мк^2 , мелких — 288 мк^2 , крупных клеток ядра Швальбе — 612 мк^2 , мелких — 252 мк^2 , крупных клеток ядра Кахал-Клосовского — 1254 мк^2 , мелких — 544 мк^2 .

Средняя величина профильного поля клеток медиального ядра у котят и щенков колеблется от 151,84 до 236,6 мк^2 .

§ 5. ЛИЦЕВОЙ НЕРВ

Человек. Лицевой нерв у места его выхода из мозгового ствола содержит от 9100 до 10375 волокон по Малечи (Maleci, 1934), от 4112 до 10200 волокон по подсчетам и 29 наблюдениям Бускирка (Buskirk, 1945), в корешке лицевого нерва содержится от 4465 до 13940 мякотных волокон по В. И. Беляеву (1963).

Нерв состоит из двигательных волокон (58%), общих висцеральных эфферентных волокон (24%) и чувствительных, берущих начало в клетках *g. geniculi* (18%). Волокна двигательной порции, поперечное сечение которой равно 1,2 мм^2 , почти сплошь миелинизированы, их диаметр колеблется от 3 до 14 мк . Диаметр большинства волокон двигательной порции равен от 7 до 10 мк (Бускирк, 1945).

По подсчетам, произведенным в 12 наблюдениях, проксимально от *g. geniculi* лицевой нерв содержит от 10190 до 13400 волокон, из них мякотных 76%, а дистально от узла — от 11668 до 14670 волокон (Бускирк).

В *n. intermedius* находится 2900 по Шимерту (Schmert, 1936), или от 1920 до 2468 на материале 3 наблюдений по Бускирку, или от 922 до 5144 мякотных волокон по данным В. И. Беляева (1963).

В *n. petrosus superficialis major* находится по Шимерту 1234, а по Бускирку — от 862 до 1687 волокон диаметром до 8 мк , среди них мякотных волокон — 68%.

Длина ядра лицевого нерва колеблется от 2,0 до 5,6 мм , ядро лицевого нерва у плода человека на протяжении от 4 до 10 лунных месяцев удлиняется в 3 раза, его объем увеличивается в 30 раз (Синдо, 1959).

Количество клеток в ядре лицевого нерва колеблется в пределах от 5196 до 6270, по данным Малечи (1934), который измерил количество клеток в 15 ядрах лицевого нерва; от 4500 до 9460 — по данным Бускирка (1945), который исследовал 56 ядер, и от 6040 до 13640 — по данным С. М. Блинкова, который исследовал 8 ядер. Как в исследовании Бускирка, так и в исследовании С. М. Блинкова размах колебаний (т. е. максимальное количество в процентах от минимального) превышал 200% (табл. 80).

В среднем у мужчин находилось 7131, у женщин — 6789 клеток в ядре. В левых ядрах в среднем было 6973, а правых — 6636 клеток; насколько разница статистически достоверна — не установлено (Бускирк, 1945). Количество клеток в $0,01 \text{ мм}^3$ ядра лицевого нерва колебалось от 11 до 17 (С. М. Блинков, 1963).

Размер клеток колеблется от 15 до 50 мк. Немногочисленные мелкие клетки имеют в длину от 15 до 20 мк, клетки средней величины — от 20 до 30 мк, крупные клетки — до 50 мк (Бускирк, 1945).

Количество клеток в *ganglion geniculi* по Шимерту равно 1400, а по Бускирку — колеблется от 1462 до 3682.

В ядре лицевого нерва у человека, собаки и кошки Бускирк выделил медиальную, дорсальную, латеральную, вентромедиальную, вентролатеральную и промежуточную группы. Синдо (1959) различает у плода человека всего 4 группы. Вентральная группа, иннервирующая мышцы рта, составляет от 38 до 46% объема всего ядра лицевого нерва; дорсальная группа, иннервирующая мышцы вокруг уха, — от 6 до 10%, промежуточная группа, иннервирующая мышцы, окружающие глаз, — от 26 до 29% и медиальное ядро — от 19 до 24%.

Макак. Длина ядра лицевого нерва равна 2,0—2,2 мм. Количество клеток в 4 ядрах колебалось от 3875 до 5540. Количество в $0,01 \text{ мм}^3$ ганглиозных клеток составило в среднем 37,2 клетки и колебалось от 31,6 клеток до 44 клеток (С. М. Блинков).

Собака. Лицевой нерв содержит медиально от *g. geniculi* 10896 волокон, из них 75% мякотных, и дистально от *g. geniculi* — 12562 волокна, из них 80% мякотных. *N. intermedius* содержит 1923 волокна. *N. petrosus superficialis major* содержит от 654 до 3946, в среднем 2039 волокон (Бускирк, 1945).

Длина ядра лицевого нерва равна в среднем из 10 наблюдений: 2,9 мм по Бускирку или от 3 до 5 мм по С. М. Блинкову.

Ядро лицевого нерва содержит от 6800 до 11510 клеток по данным Бускирка (1945), который исследовал 20 ядер на 10-микронных срезах.

С. М. Блинков в 4 ядрах нашел от 12330 до 19060 клеток; подсчет был произведен на 20-микронных срезах. Оба автора производили подсчет по ядрышкам.

Количество клеток в $0,01 \text{ мм}^3$ колебалось от 24,1 до 33,2 (С. М. Блинков). *G. geniculi* у 41 собаки содержит от 1404 до 2740 клеток (Бускирк, 1945).

Кошка. В лицевом нерве у его выхода из мозгового ствола было в 15 наблюдениях найдено от 9100 до 10376 волокон (Малечи — Maleci, 1934). Проксимально от *g. geniculi* в 14 наблюдениях обнаружено от 5644 до 13070 волокон, а дистально от этого узла в 15 наблюдениях — от 5588 до 13100 волокон

(Бускирк, 1945). Фоли (1948) проксимально от *n. stapedius* подсчитал в лицевом нерве 11010 волокон, а дистально от него — 11053 волокна.

Фоли (1960) определил компоненты, из которых состоят волокна лицевого нерва, следующим образом: у 9 кошек он перерезал корешок лицевого нерва на одной стороне; по истечении срока, необходимого для наступления перерождения волокон, животное забивали и путем подсчета волокон, оставшихся неперерожденными, дистально от места перерезки устанавливали количество чувствительных (афферентных) волокон. Кроме того, на тех же кошках устанавливали количество преганглионарных волокон, исходя из следующих предпосылок: на поперечном срезе через нормальный лицевой нерв под микроскопом очень четко различается зона двигательных волокон и зона *n. intermedius*. В последней преганглионарные волокна проходят вместе с чувствительными волокнами. На неоперированном нерве отдельно подсчитывали количество двигательных волокон и количество волокон в зоне *n. intermedius*. Затем путем вычитания числа аксонов, сохранившихся неперерожденными на оперированном нерве (т. е. путем вычитания чувствительных аксонов), из общего числа аксонов в *n. intermedius* на неоперированном нерве (т. е. на другой стороне у той же кошки) получали количество преганглионарных волокон.

Проксимально от *g. geniculi* в стволе лицевого нерва оказалось 68,86% двигательных (*special visceral efferents*), 16,13% чувствительных, принадлежащих *n. intermedius*, и 15,01% преганглионарных (*general visceral efferents*). Дистально от *g. geniculi* эти соотношения существенно не изменяются (66,38%, 15,49%, 18,13%).

Количество двигательных волокон лицевого нерва проксимально от *g. geniculi* у 9 кошек в среднем оказалось равным 8505 (колебание от 7029 до 10276) и дистально от *g. geniculi* в среднем у 7 кошек — 9023 (колебание от 7298 до 10865). У каждой кошки количество волокон проксимально от *g. geniculi* было меньше, чем дистально от него.

Мякотных волокон в стволе лицевого нерва было найдено проксимально от *g. geniculi* 98%, дистально от него — 94% (Бускирк, 1945), проксимально от *n. stapedius* — 91,3%, дистально от него — 86,3% (Фоли, 1948).

В работе 1960 г. Фоли нашел, что количество безмякотных среди эфферентных преганглионарных волокон колебалось у 9 кошек от 8 до 59%, составляя в среднем 22,4%, а среди чувствительных — количество безмякотных волокон колебалось от 5 до 21, составляя в среднем 9,53%.

N. intermedius содержит по Шмерту (1936) от 1657 до 1927 волокон, по Бускирку (1945) — 2069, а по Фоли (1960) проксимально от *g. geniculi* в среднем у 9 кошек — 3848 (от

2253 до 5269) и дистально от него в среднем у 7 кошек — 4662 (от 4198 до 5197) волокна.

Количество чувствительных волокон п. intermedius равно проксимально от g. geniculi 1837, дистально от него — 2145 (Фоли, Пеппер, Кесслер — Foley, Pepper, Kessler, 1946), а по Фоли (1960) в среднем проксимально 1916 и дистально — 2145 (табл. 83).

Количество преганглионарных волокон проксимально от g. geniculi в среднем у 9 кошек равно 1854 (от 890 до 2551) и дистально от него в среднем у 7 кошек — 2514 (от 2077 до 3225).

Nervus petrosus superficialis major содержит 500 (Шимерт, 1936) или от 257 до 2268, в среднем 1258 волокон (Бускирк, 1945).

Распределение чувствительных волокон п. intermedius представлено в табл. 83. Обращает на себя внимание крайне незначительное количество вкусовых волокон барабанной струны, проводящих импульсы от передних двух третей языка.

Мякотные волокна среди чувствительных волокон п. intermedius проксимально от g. geniculi составляли 92,7% и дистально от него — 85,2% (Фоли, Пеппер, Кесслер, 1946). По Фоли (1960), мякотные волокна среди чувствительных волокон п. intermedius проксимально от g. geniculi составляли 91,46% (от 79 до 95%), а среди двигательных — тоже проксимально от узла — 81,54% (от 41 до 92%).

По Куре и Сано (1935), волокна крупных клеток g. geniculi представляют собой чувствительные волокна лицевого нерва, а от клеток преимущественно средней величины выходят преганглионарные волокна в п. petrosus superficialis major. У щенков в g. geniculi после перерезки ствола лицевого нерва перерождаются 98% всех крупных клеток, 20% всех клеток средней величины и только 5,5% всех мелких клеток, а после экстирпации g. sphenopalatinum ретроградное перерождение в том же узле захватило 12% из 695 клеток средней величины, 9% из 1000 мелких клеток и только несколько крупных клеток (всего в исследованном участке узла находилось 40 крупных клеток).

Длина ядра лицевого нерва равна в среднем из 13 наблюдений равна 2,2 мм.

Ядро лицевого нерва у кошки содержит от 9100 до 10376 клеток по Малечи (1934), который исследовал 15 ядер. По данным Бускирка (1945), который исследовал 26 ядер, количество клеток колеблется от 4610 до 9790 клеток и составляет в среднем 7734 клетки.

В g. geniculi количество клеток равно от 700 до 1026 (Шимерт, 1936), в среднем у 8 кошек — 1711 (от 1505 до 2003) (Браш — Bruesch, 1944), в среднем у 19 кошек — 1776, от 1284 до 2118 (Бускирк, 1945), 1819 (Фоли, Пеппер, Кесслер, 1946).

Сопоставим данные, полученные при исследовании лицевого нерва у человека, макака, собаки и кошки: густота расположения клеток в ядре лицевого нерва, как и густота расположения клеток в других ядрах, у человека меньше, чем у животных. У человека в $0,01 \text{ мм}^3$ ядра лицевого нерва содержится 14 клеток, у макака — 37 и у собаки — 26 клеток. Но общее количество клеток в ядре лицевого нерва у человека больше, чем у макака, немного меньше, чем у кошки, и значительно меньше, чем у собаки. Индивидуальные колебания количества клеток у разных видов столь велики, что данные, полученные при исследовании серии наблюдений у человека, макака, собаки и кошки, частично перекрываются. Все же достаточно большой материал и совпадающие результаты измерений, произведенные разными авторами, не оставляют сомнения в том, что количество клеток в ядре лицевого нерва в среднем у человека на 25—50% меньше, чем у собаки. Неизвестно, представляет ли в этом отношении ядро лицевого нерва исключение среди других ядер черепномозговых нервов. Объяснить уменьшение количества клеток в ядре лицевого нерва у человека по сравнению с собакой трудно, тем более, что мышцы, иннервируемые лицевым нервом у человека, принимают участие в тонких и сверхбыстрых движениях артикуляционного аппарата. Возможно, что имеется какая-то существенная разница между человеком и собакой по иннервации, в которой участвуют клетки ядра лицевого нерва.

Количество собственно двигательных волокон в лицевом нерве в среднем совпадает со средним количеством ганглиозных клеток в ядре лицевого нерва у человека (6811 клеток и 6999 волокон) (табл. 82).

Весьма большому размаху колебаний количества клеток в ядре лицевого нерва (свыше 200% по данным Бускирка и по данным С. М. Блинкова) соответствует не меньший размах колебаний, обнаруженный при исследовании индивидуальной изменчивости количества волокон в лицевом нерве у человека Бускирком, а также В. И. Беляевым.

У человека в лицевом нерве проксимально от *g. geniculi* находится всего в среднем 11 624 волокна, у собаки — 10 896 и у кошки — 9608. Лицевой нерв у человека отличается от лицевого нерва у собаки и кошки больше по составу волокон, чем по их количеству. У человека относительно меньше двигательных волокон — всего 58%, между тем как у собаки в лицевом нерве находится 75% и у кошки — 80% двигательных волокон. Напротив, относительное количество висцеральных преганглионарных волокон у человека значительно больше, чем у собаки и кошки. У человека эти волокна составляют 24%, у собаки — 7% и у кошки — всего 2% всех волокон лицевого нерва.

Относительное количество чувствительных волокон у человека такое же, как у собаки и кошки (18%).

В *g. geniculi*, в котором берут начало вкусовые волокна барабанной струны и *p. intermedius*, у человека немного больше ганглиозных клеток (2139), чем у собаки (1933) и у кошки (1776). Следует отметить совпадение среднего количества клеток в *g. geniculi* и волокон в *p. intermedius* у человека (2139 клеток — 2116 волокон) и у собаки (1933 клетки и 1923 волокна), по данным Бускирка (табл. 82).

У человека, так же как и у собаки и кошки, количество волокон в лицевом нерве дистально от *g. geniculi* в каждом наблюдении больше, чем количество волокон в нерве проксимально от этого узла. Разница у человека в среднем составляет 1345 волокон, у собаки — 1666 волокон, а у кошки — 934 волокна (Бускирк) и 1511 волокон (Фоли). Куре и Сано (Kure, Sano, 1935) также нашли у собаки дистально от *g. geniculi* больше волокон, чем проксимально от него, и объяснили этот факт присутствием мультиполярных клеток в *g. geniculi*. Однако Бускирк таких клеток при тщательном микроскопическом исследовании в *g. geniculi* не нашел и предположил, что увеличение количества волокон могло произойти в результате разветвления эфферентных волокон в области узла, либо вследствие того, что в ствол лицевого нерва вступают волокна из *p. petrosus superficialis major*, либо вследствие того, что симпатические волокна из периадвентициального сплетения сонной артерии могут переходить в ствол лицевого нерва из *p. petrosus superficialis major* по анастомотической ветви, которая входит в ствол лицевого нерва дистально от *g. geniculi*.

Фоли обратил внимание на то, что в лицевом нерве, дистально от *g. geniculi*, увеличивается главным образом число двигательных волокон, между тем как в блуждающем нерве, дистально от узла, увеличивается главным образом количество чувствительных волокон.

Диаметр двигательных волокон лицевого нерва у человека, собаки и кошки колеблется от 2 до 15 мк, но у человека диаметр большинства волокон равен 7—10 мк, а у собаки и кошки — от 3 до 7 мк.

Большинство волокон барабанной струны у человека и животных имеет диаметр, равный от 2 до 4 мк. Предполагается, что это диаметр, присущий вкусовым волокнам. Такой же диаметр имеет большинство волокон *p. intermedius*.

В *p. intermedius* содержится также небольшое число крупных волокон диаметром 10 мк. Они входят в *p. petrosus superficialis major* и направляются к слизистой оболочке нёба и язычка. По-видимому, они проводят тактильные раздражения. В *p. petrosus superficialis major* нет волокон диаметром больше 11 мк. Следовательно, в этом нерве нет волокон, предназначен-

ных для глубокого мышечного чувства, поскольку, как полагает Цоттерман, для проведения этого вида чувствительности служат волокна диаметром от 10 до 15 мк.

На том основании, что в *n. petrosus superficialis major* мало волокон диаметра, встречающегося во «вкусовых» волокнах барабанной струны, Бускирк высказался против выдвигавшегося некоторыми авторами предположения, что этот нерв служит для проведения вкусовых раздражений. Волокна этого нерва, имеющие у всех животных небольшой диаметр, представляют собой, по-видимому, преганглионарные волокна крыло-нёбного узла и вазомоторные волокна.

§ 6. ОТВОДЯЩИЙ НЕРВ

Человек. Количество волокон в отводящем нерве равно 3610— по Тергасту (Tergast, 1873), 2600 — по Розенталю (Rosenthal, 1845), 3600 — по Фирорту (1960); у выхода из мозгового ствола — 3862, в пещеристой пазухе — 4291 и у входа в мышцу — 4698 — по Борсу (Bors, 1926), 6698 — по Малечи (Maleci, 1936), 6600 — по Бьоркману и Вольфорту (Bjorkman, Wohlfort, 1936).

Свенссон (Swensson, 1949), как и Борс, нашел у выхода нерва из мозгового ствола меньше волокон, чем у его входа в мышцу: у взрослого человека у выхода из ствола — 6890 волокон, у входа в мышцу — 7570, у новорожденного соответственно — 5310 и 5700 волокон.

Диаметр волокон у взрослого человека колеблется от 1 до 13 мк и у большинства волокон составляет 4—8 мк, а у новорожденного — колеблется от 1 до 7 мк (Свенссон, 1949) (табл. 84).

Длина отводящего нерва (оро-каудальный размер) равна 3 мм (Ольшевский и Бакстер — Olzsewski, Baxter, 1954).

В ядре отводящего нерва находится 6154 клетки по Уолшу (Walsch, 1957), от 3970 до 7270 клеток — по С. М. Блинкову (1963).

Количество клеток в $0,01 \text{ мм}^3$ колеблется от 22 до 41 (С. М. Блинков). Таким образом, густота расположения клеток в ядре отводящего нерва больше, чем в ядрах лицевого и тройничного нерва, и приближается к густоте расположения клеток в ядрах глазодвигательного и блокового нервов. По объему ядер клетки ядра отводящего нерва несколько отличаются от ядер глазодвигательного и блокового нервов (см. табл. 92).

Кошка. Отводящий нерв содержит 1670 волокон диаметром от 1 до 13 мк. Диаметр большинства волокон колеблется от 2 до 7 мк.

По данным Шадевальда (1942), полученным при подсчетах синаптических окончаний на 10-микронных срезах, у кошек и

возрасте 3 недель на одну ганглиозную клетку приходится в среднем 3,5 окончания, в возрасте 4 недель — 15, 60 дней — 28,76 и 90 дней — 33,24 окончаний (у одной кошки) и 38,45 окончаний (у другой кошки). В свете современных электронно-микроскопических исследований количество синаптических окончаний, увиденных и подсчитанных Шадевальдом, представляется сильно преуменьшенным. Однако его данные свидетельствуют о том, что синаптические окончания на клетках ядра отводящего нерва созревают в течение длительного времени после рождения.

Овца. Отводящий нерв содержит 3117 волокон диаметром от 1 до 12 мк. Диаметр большинства (93%) волокон равен от 1 до 7 мк (Бьоркман и Вольфорт, 1936).

§ 7. ТРОЙНИЧНЫЙ НЕРВ

Человек. Двигательный корешок содержит 8100 волокон, чувствительный — 140 000 волокон (Шоквист — Sjoqvist, 1938).

По данным В. И. Беляева (1963), количество мякотных волокон в двигательном корешке колеблется от 6348 до 14 601, а в чувствительном — от 76 842 до 150 079.

В нисходящем корешке тройничного нерва диаметр волокон не превышает 11,3 мк. Количество волокон в нем уменьшается по направлению к спинному мозгу. При этом главным образом уменьшается количество волокон более крупного калибра (Жерар — Gerar, 1923).

У взрослого человека височную мышцу (*m. temporalis*), содержащую 1247 тыс. мышечных волокон, иннервируют 3423 волокна, из них эфферентных аксонов — 1331, а жевательную мышцу (*m. masseter*), содержащую 929 тыс. мышечных волокон, иннервируют около 3000 нервных волокон (2742 — в одном наблюдении и 3135 — в другом), из них эфферентных аксонов — около 1400 в одном наблюдении и 1452 — в другом.

Длина двигательного ядра (оро-каудальный размер) равна 4 мм (Ольшевский и Бакстер, 1954), в среднем 2,06 — от 1,9 до 3,8 мм по М. К. Малоходжаеву.

Двигательное ядро содержало у мужчины 42 лет слева 5443 и справа 4960 клеток (Томаш и Мальпасс — Tomasch, Malpass, 1958).

По данным М. К. Малоходжаева, который исследовал большой материал, в двигательном ядре находится в среднем $6220 \pm \pm 390$ клеток; количество клеток колеблется от 4120 до 11820, коэффициент вариации составляет 28,6% (табл. 85). Густота расположения клеток находится в пределах, характерных для двигательных ядер мозгового ствола у человека, — $17,7 \pm 0,4$ клетки в $0,01 \text{ мм}^3$, коэффициент вариации составляет 12,4% (табл. 86).

Между тем как по густоте расположения ганглиозных клеток отчетливой разницы между более молодыми и пожилыми не было обнаружено, густота расположения глиальных клеток группе пожилых оказалась немного выше, чем в младшей группе (869 и 800 клеток в $0,01 \text{ мм}^3$) (см. табл. 86).

Длина верхнего, или иначе главного, чувствительного ядра равна 5 мм по Ольшевскому и Бакстеру, а по М. К. Малоходжаеву — всего 2,7 мм в среднем, при колебании от 1,9 до 4,4 мм.

В среднем из 11 наблюдений в ядре, по данным М. К. Малоходжаева, находилось 34164 ± 3980 клеток, коэффициент вариации составил 38,5% (см. табл. 85).

Количество нейронов в $0,01 \text{ мм}^3$ колебалось от 62,8 до 172,2 и составило в среднем $114,9 \pm 7,9$ клеток. Густота расположения нейронов у людей в возрасте от 44 до 82 лет оказалась несколько ниже, чем у более молодых людей, а густота расположения глиальных клеток, так же как и в двигательном ядре, оказалась в старшей группе несколько выше, чем у более молодых людей (см. табл. 86).

Спинальное ядро тройничного нерва значительно длиннее его верхнего чувствительного ядра. Длина (оро-каудальный размер) *nucleus tractus spinalis nervi V caudalis* равна 13 мм, а *nucleus tractus spinalis nervi V interpolaris* равна 6 мм (Ольшевский и Бакстер).

Клетки чувствительных ядер тройничного нерва у человека в онтогенезе изучала Л. Е. Гончаренко (1962). К двум годам в этих ядрах дифференцируется 3 типа нервных клеток: А — крупные мультиполярные размером до $23 \times 30 \text{ мк}$, Б — мелкие округлые или овальные клетки размером $10 \times 14 \text{ мк}$ с относительно весьма крупным ядром диаметром 8—10 мк, В — клетки веретенообразной и неправильно овальной формы диаметром $15 \times 24 \text{ мк}$. Преобладают клетки типа В. У детей в возрасте от 2 до 6 лет уменьшается количество мелких клеток (типа Б) и увеличивается количество крупных клеток (типа А). В дальнейшем существенных изменений в клеточном составе ядер не происходит. По распределению клеток различных типов имеется большое сходство между верхним (главным) чувствительным ядром и краниальным отделом спинального ядра. Эти обстоятельства представляют интерес, поскольку имеются основания предполагать общность функций этих образований в отличие от функции среднего и каудального отделов спинального ядра (Ольшевский, 1950).

Длина ядра мезенцефалического корешка тройничного нерва равна 22 м (Ольшевский и Бакстер). Ядро мезенцефалического корешка содержит у взрослого человека 5735 клеток (Вейнберг — Weinberg, 1928) а у 5-месячного ребенка, по данным Фалькенбурга (Valkenburg, 1909) — всего 741 клетку.

Принимая во внимание крупные размеры клеток, составляющих эту формацию, размер их ядер представляется сравнительно небольшим, по данным Луди (1951) (табл. 87).

Обезьяна. У макака в нисходящем корешке тройничного нерва находится от 12510 до 25020 волокон, из них 57% диаметром меньше 3 мк (Кавамура, 1959).

В ядре мезенцефалического корешка находится 2744 клетки (Косака — Козака, 1912).

Собака. В ядре мезенцефалического корешка содержится от 1 до 3 тысяч клеток (Косака, 1912; Шейнин — Scheinin, 1930). В этом ядре Шейнин выделяет 4 типа клеток, из них клетки типа А самые крупные, размером от 62×37 до 38×28 мк, имеют ядрышко диаметром 3,7 мк; диаметр ядрышка остальных типов клеток равен в среднем 1,8 мк. Клетки типа А составляют около 50% клеток, клетки типа В — 4,5%; клетки типа С (мелкие и средней величины с тигроидом, расположенным, главным образом, по периферии цитоплазмы) — 37—41% и клетки типа Д — 6—7%. Соотношение между типами клеток в мезенцефалическом ядре сходно с тем, которое имеется в полулунном (гассеровом) узле. По аналогии со спинальными узлами Шейнин допускает, что крупные клетки (типа А) служат для проведения чувствительности от мышц, а мелкие (типа С) — для проведения чувствительности (возможно, болевой) от кожи.

Кошка. По Коку (Kosk, 1916), диаметр волокон в корешке V нерва колеблется от 1,5 до 16 мк. Волокна диаметром 1,5 мк не обладают миелиновой оболочкой. Все волокна диаметром 16 мк обладают миелиновой оболочкой и встречаются только в двигательном корешке, в котором преобладают волокна диаметром от 10,8 до 11,7 мк. В чувствительном корешке большая часть волокон (а именно 2460—2480 волокон) имеет диаметр, равный от 5,3 до 8 мк. Безмякотных волокон в корешке V нерва оказалось всего 392 в одном случае и 400 — в другом.

Количество волокон в нисходящем корешке тройничного нерва уменьшается по мере приближения к спинному мозгу. Больше других уменьшается количество крупных волокон. Волокон максимального диаметра (9,9—10,1 мк) на уровне верхней оливы было найдено около 150, на уровне верхнего полюса нижней оливы — около 100, на уровне нижнего отдела нижней оливы — от 15 до 34, а на уровне перекреста пирамид — всего от 8 до 14.

Общее количество волокон постепенно уменьшается по мере приближения к спинному мозгу (см. табл. 88), по данным Жерара (Gerard, 1923).

Увеличение количества безмякотных волокон на уровне I шейного сегмента объясняется либо тем, что часть волокон, опускающихся в нисходящем корешке тройничного нерва, теряет миелин, либо тем, что к нисходящему корешку присоеди-

няются (и ■ нем поднимаются) безмякотные волокна из тракта Лиссауэра.

Количество клеток ■ ядре мезенцефалического корешка, по Фалькенбургу (Valkenburg, 1909), равно 693, а по Вейнбергу — 3007.

Белая крыса. О развитии клеток гассерова узла Ниттоно (Nittono, 1920) сообщил следующие данные: диаметр наиболее крупных клеток возрастает от 1 до 254-го дня жизни в 1,60 раза, диаметр ядра — в 1,24 раза, между тем как вес тела животного за то же время увеличивается в 48,6 раза. У крысы в возрасте 1 дня длинный диаметр клетки равен 31,2 мк, короткий — 27,9 мк, а «вычисленный диаметр», т. е. корень квадратный из произведения величины длинного диаметра на величину короткого, равен 27,9 мк. «Вычисленный диаметр» клетки постепенно возрастает до 20-го дня после рождения, когда он достигает 42 мк, далее он мало изменяется до 40-го дня, затем снова увеличивается до периода половой зрелости, т. е. до 80—100-го дня, когда достигает 50 мк, а затем уже остается на одном уровне. Вычисленный диаметр ядра клетки гассерова узла в первые сутки после рождения равен 13 мк; он увеличивается до 16 мк к 80—100 дням жизни, а у 254-дневной крысы равен 17,1 мк. Клетки иногда крупнее в правом гассеровом узле, иногда — в левом. Средний же диаметр клетки и ее ядра одинаков справа и слева.

Среди крыс одного и того же возраста крысы, отличающиеся большим весом, обладают более крупными клетками, чем крысы с меньшим весом тела (табл. 89). Такое преобладание размеров клеток у крыс с большим весом тела наблюдается как среди молодых, так и среди более старых животных.

Диаметр волокон I ветви тройничного нерва крупнее диаметра волокон II и III ветви.

Средний размер 10 наиболее крупных волокон I ветви равен 7,6 мк, осевого цилиндра — 5,4 мк, II ветви — соответственно — 10,2 и 7,0 мк и III ветви — 10,2 и 7,1 мк.

Нейроны гассерова узла, по сравнению с нейронами VII шейного межпозвоночного узла, крупнее, имеют больший объем клеточного тела (по сравнению с объемом ядра) и, кроме того, созревают раньше. Но хотя клетки гассерова узла крупнее клеток VII шейного межпозвоночного узла, происходящие из него волокна тоньше волокон VII шейного узла (табл. 90).

Крот. У крота двигательный корешок тройничного нерва содержит около 2050 волокон, а чувствительный — 25820 волокон (Гайд — Hyde, 1957).

При всем громадном различии между функциями тройничного нерва у крота и человека соотношение между количеством

волокон в двигательном и чувствительном корешке у них довольно сходно — около 17:1 у человека и около 13:1 у крота.

Голубь. У голубя глазничная ветвь тройничного нерва содержит 1335 волокон (Граф — Graf, 1956).

Количество клеток в мезенцефалическом ядре тройничного нерва у человека, мартышки, собаки, кошки, крысы, кролика, морской свинки, крота, лягушки и черепахи представлено в сводной табл. 91, составленной по данным, приведенным Шейниным (1930) и др. Расхождения между различными авторами Шейнин склонен объяснить не изменчивостью количества клеток, а более точными измерениями позднее работавших исследователей.

В первом приближении можно допустить, что количество клеток в ядре мезенцефалического корешка тройничного нерва у крысы, кошки, собаки и мартышки одинаково, а у человека вдвое больше, чем у перечисленных животных.

Функции клеток мезенцефалического ядра и до настоящего времени не вполне разгаданы. Не исключена возможность их связи не только с тройничными, но и глазодвигательным, блоковым, отводящим, языкоглоточным и блуждающим нервами, а также с мозжечком (Пиил — Peel, 1954).

§ 8. БЛОКОВЫЙ НЕРВ

Человек. Блоковый нерв содержит 2000—2500 волокон, по данным авторов, которые подсчитывали мягкотные волокна, и 3000—3500 волокон по данным авторов, которые производили подсчет на импрегнированных серебром препаратах (Тергаст — Tergast, 1873; Агдур, 1920; Борс — Bors, 1926; Бьоркман и Вольфорт — Bjorkman, Wohlfort, 1936; Харли, 1942; Свенссон, 1949; Синклер — Sincler, 1958).

Количество волокон в блоковом нерве, по данным Агдура, колеблется от 2868 до 3413, по Харли (1942) — от 2107 до 3400. Внемозговой корешок по сравнению с внутримозговым корешком содержит, примерно, на 200 волокон больше, вследствие того, что к блоковому нерву присоединяется некоторое количество волокон, происходящих из других ядер (Синклер, 1958). По ходу блокового нерва количество волокон также увеличивается; у входа в пещеристую пазуху и у входа в мышцу в нерве содержится на 200—250 волокон больше, чем у выхода из мозгового ствола (Борс, 1926; Свенссон, 1949).

Диаметр волокон блокового нерва колеблется от 1 до 13 мк. При этом диаметр волокон в дистальном отделе нерва меньше и составляет у большинства волокон около 2—3 мк, между тем как в проксимальном отделе диаметр большинства волокон составляет 4—5 мк. У новорожденного диаметр волокон колеблется от 1 до 7 мк (Свенссон, 1949).

Количество клеток в ядре блокового нерва составляет в среднем 2383, по данным Уолша (Walsch, 1957), а по данным М. В. Пуцилло, которая произвела подсчет в 10 наблюдениях, составляет в среднем 3519 и колеблется от 2620 до 5080. Таким образом, количество клеток в ядре блокового нерва близко соответствует количеству волокон в самом нерве.

Густота клеток в ядре также подвержена большим колебаниям и составляет в среднем в различных наблюдениях от 31 до 62 клеток в $0,01 \text{ мм}^3$ (С. М. Блинков, 1963).

По процентному содержанию ядер различной величины клетки ядра блокового нерва весьма сходны с клетками ядра Якубовича — Вестфаль-Эдингера (табл. 92).

Собака. В блоковом нерве у взрослой собаки находится около 1700 волокон. Путем измерения волокон, импрегнированных серебром, Агдур (1920) нашел, что у собаки в возрасте 6 лет было на 8% больше волокон, чем у щенка в возрасте 6 дней.

Кошка. Шадевальд (1942) у кошек различного возраста исследовал количество синаптических пуговок (boutons terminaux), приходящихся на одну клетку. В среднем у кошки в возрасте 3 недель на одной клетке находилось около 2 пуговок, 4 недель — около 6, 60 дней — более 14, 90 дней — 25—30 пуговок. Таким образом, количество синаптических пуговок на клетках ядра блокового нерва (или во всяком случае — количество пуговок, выявляемых методикой, которой пользовался Шадевальд) значительно и непрерывно возрастает на протяжении от 20 до 90 дней после рождения.

Корова. В блоковом нерве у 10 коров в возрасте около 5 лет находилось от 4375 до 6586, в среднем 5571 волокно, а у 10 телят в возрасте около 14 дней — от 4276 до 5391, в среднем — 4712 волокон (Агдур, 1920).

Кролик. В блоковом нерве у новорожденного кролика Свенсон (1949) нашел 765 волокон, из них 675 мякотных, а у взрослого кролика блоковый нерв состоял только из мякотных волокон, при этом их количество в 16 нервах колебалось от 794 до 1140 и составляло в среднем 1000 ± 23 волокна.

По данным М. В. Пуцилло, в ядре блокового нерва на фронтальной серии срезов у одного кролика оказалось 1000 клеток и на сагиттальной серии у другого кролика в среднем в одном ядре — 1400 клеток.

Голубь. Блоковый нерв содержит 935 волокон (Граф, 1956).

§ 9. ГЛАЗОДВИГАТЕЛЬНЫЙ НЕРВ

Человек. Глазодвигательный нерв, который иннервирует около 40 000 мышечных волокон (Уолш, 1957), содержит около 15 000 мякотных волокон по Борсу (1926) и 25 000 — 35 000 во-

локон, по данным авторов, которые производили подсчет на импрегнированных серебром препаратах (Агдур, 1920; Бьоркман и Вольфорт, 1936). В нерве трех взрослых и одного ребенка количество волокон, по данным Агдура, колебалось от 24 892 до 36 814.

Количеству волокон в нерве соответствует количество клеток в ядре глазодвигательного нерва, которое по подсчетам М. В. Пуцилло в 6 ядрах составило в среднем 25 330 при колебании от 21 500 до 36 940 клеток. В главном ядре по подсчетам в 10 ядрах в среднем было найдено 15800 клеток — от 10570 до 25160 и в 6 ядрах Якубовича — Вестфаль-Эдингера — в среднем 12370 клеток — от 10860 до 15020.

Длина главного ядра равна 5 мм, и такую же длину имеет ядро Якубовича — Вестфаль-Эдингера (Ольшевский и Бакстер, 1954).

Количество клеток в $0,01 \text{ мм}^3$ в главном ядре глазодвигательного нерва оказалось равным в среднем 35 в одном наблюдении и 38 — в другом (С. М. Блинков, 1963).

Размеры ядер в клетках ядерного комплекса глазодвигательного нерва представлены в табл. 90. Во всех трех ядрах (главном, Перлиа и Якубовича — Вестфаль-Эдингера), так же как и в ядре блокового нерва, наиболее часто (от 30 до 32%) встречаются ядра объемом 826 мк^3 .

Собака. В глазодвигательном нерве взрослой собаки содержится около 10000 волокон, на 43% больше, чем у щенка в возрасте 6 дней. После 17-го дня, когда у щенков открываются веки, количество волокон больше не увеличивается (Агдур, 1920).

Корова. Количество осевых цилиндров в стволе глазодвигательного нерва у 10 коров в возрасте около 5 лет колебалось от 23033 до 31201, составляя в среднем 28165.

Количество волокон у 10 телят в возрасте около 14 дней колебалось от 21539 до 28963, составляя в среднем 26188 (Агдур, 1920).

Кролик. В ядре глазодвигательного нерва у одного кролика на фронтальной серии срезов оказалось 5150 клеток и у другого на сагиттальной серии — в среднем в одном ядре 5040 клеток (М. В. Пуцилло).

Белая крыса. Количество мякотных волокон у крыс с возрастом увеличивается и у крысы весом 414 г возрастает в 47 раз по сравнению с крысенком весом 11 г (табл. 93), по данным Бафтона (Boughton, 1906).

Соотношение между количеством нервных и мышечных волокон. Глазодвигательные мышцы получают больше нервных волокон, т. е. получают более совершенную иннервацию, чем другие скелетные мышцы. Так, если соотношение между количеством нервных волокон в глазодвигательных нервах и количеством иннервируемых ими мышечных волокон в мышцах

глазного яблока колеблется примерно в пределах от 1:10 до 1:5, то же соотношение между волокнами спинального нерва для *m. semitendinosus* равно 1:47, по данным Борса (1926) (табл. 94). Данные Борса находятся в соответствии со старыми данными Тергаста (1873), который нашел соотношение между количеством нервных и мышечных волокон для глазодвигательных мышц равным от 1:3 до 1:15. Совсем иные соотношения между количеством нервных и мышечных волокон для мышц, иннервируемых тройничным нервом, приводит Карлсуу (Carlsson, 1958). Так, по его данным, в височной мышце (*m. temporalis*) взрослого человека на одно двигательное нервное волокно приходится 936 мышечных волокон и в жевательной мышце (*m. masseter*) — 640 волокон.

§ 10. ЗРИТЕЛЬНЫЙ НЕРВ

СЕТЧАТКА

Человек. Количество колбочек в сетчатке равно 6,5 млн. по Краузе (1876), 3,36 млн. — по Раубер-Копшу (Rauber-Kopsch, 1940), не менее 4 млн. — по Поляку (Polyak, 1942), 6,3—6,8 млн. — по Остербергу (Osterberg, 1935), 7 млн. — по Уолшу (1957).

Количество палочек равно 117 млн. по Краузе, 75 млн. — по Раубер-Копшу, 110—125 млн. — по Остербергу, 125 млн. — по Поляку и от 75 до 175 млн. — по Уолшу.

Диаметр желтого пятна равен 3 мм, диаметр центральной ямки желтого пятна — 1,5 мм, диаметр зоны центральной ямки, в которой нет кровеносных сосудов, — 0,4—0,66 мм, диаметр зоны центральной ямки, в которой отсутствуют палочки, — 0,5 мм (Поляк, 1942).

На территории центральной ямки, свободной от палочек, насчитывают 3400 колбочек, а на всей территории центральной ямки — от 100 000 до 115 000 колбочек.

Длина колбочек центральной ямки составляет 70 мк.

Шимпанзе. Количество колбочек равно от 5 до 6 млн. (Поляк, 1942).

Макак. Диаметр желтого пятна равен 3 мм, диаметр центральной ямки желтого пятна — 1,5 мм, диаметр зоны центральной ямки, в которой отсутствуют палочки, — 0,5 мм.

Число колбочек на территории центральной ямки составляет 9000—12000.

Длина колбочек центральной ямки составляет 75, 115 и 123 мк (Поляк).

Угорь. Площадь сетчатки равна 64 мм². Минимальное поле сетчатки, иннервируемое одним волокном, представляет собой круг, радиусом 45 мк. Отношение между количеством палочек и колбочек равно 20:1. В то время как у человека в области

fovea на каждую колбочку приходится отдельное волокно зрительного нерва, у угря колбочковых клеток больше, чем ганглиозных клеток в сетчатке, так что у него целая группа колбочек или палочек, или тех и других клеток связана с одним волокном зрительного нерва (Эдриан и Мэтьюс — Adrian, Matthews, 1927).

ЗРИТЕЛЬНЫЙ НЕРВ

Длина внутриглазной части зрительного нерва составляет по Уолшу (1957) 1 мм, внутриорбитальной — 20—30 мм; длина сегмента, находящегося в канале зрительного нерва, колеблется от 4 до 9 мм, длина внутричерепной части колеблется от 3 до 16 мм. Диаметр зрительного нерва равен 4,5 мм. Поперечный размер перекреста колеблется от 10 до 20 мм и составил в среднем из 26 наблюдений 13,28 мм. Передне-задний размер перекреста зрительных нервов колеблется от 4 до 13 мм и составил в среднем 8 мм. Толщина перекреста равна от 3 до 5 мм. Значительные колебания длины внутричерепной части зрительных нервов имеют особое значение в нейрохирургии. При коротком внутричерепном сегменте зрительного нерва серый бугор располагается каудально от перекреста зрительных нервов, а при длинном — впереди него. Эти соотношения должны быть учтены при оперативных доступах.

Количество мягкотных волокон в зрительном нерве колеблется от 800 000 до 1 000 000 (Поляк). Количество волокон в 10 зрительных нервах, по данным Браш и Ари (Bruesh Arey, 1942), представлено в табл. 95. В среднем, по его данным, в зрительном нерве находится 1 010 000 волокон. Оппель (Oppel, 1963) у 30-летнего мужчины, у которого глазное яблоко было удалено на операции по поводу меланобластомы конъюнктивы, нашел в зрительном нерве 1 186 172 мягкотных волокна.

Безмякотных волокон у человека в зрительном нерве при исследовании с помощью светового микроскопа не было обнаружено. Однако, как указал Оппель (1963) при исследовании с помощью электронного микроскопа в зрительном нерве, наряду с мягкотными, содержится «очень большое количество» безмякотных волокон, которые Оппель склонен рассматривать как центрифугальные.

Данные Браш и Ари о количестве волокон в зрительном нерве у различных представителей приматов, хищных, копытных, грызунов и птиц приведены в табл. 96.

Оказывается, что у макака и голубя в зрительном нерве содержится не меньше волокон, чем у человека: у макака было установлено 1 210 000 волокон, а у голубя в одном случае — 1 010 000, а в другом — 965 000 волокон.

У хищных, копытных и грызунов волокон значительно меньше. По сравнению с величиной тела и головного мозга жи-

вотного большое количество волокон содержит зрительный нерв у птиц: от 400 до 430 тыс. волокон — у канарейки, утки и курицы.

Данные Браш и Ари о количестве волокон в зрительном нерве у кошки (119000) подтверждаются Чанг и Ченг (Chang Hsian Tung, Cheng Tse, 1961), которые нашли в среднем 132670 волокон. У кролика Ари и Гоур (Arey, Gore, 1942) насчитали в зрительном нерве меньше волокон (167308), чем было указано Браш и Ари (265000).

Количество волокон в зрительном нерве у водных млекопитающихся, земноводных, пресмыкающихся и рыб приведено в табл. 97. Из таблицы видно, что количество волокон в зрительном нерве не находится в прямой зависимости от веса тела, но связано с развитием зрительных функций. У кита весом 120 т в зрительном нерве оказалось всего 157 тысяч волокон. При сопоставлении количества импрегнированных серебром волокон у крысы и мыши Янский (Jansky, 1959) нашел, что вес тела у первой больше в 10,6 раз, а количество волокон в зрительном нерве — всего в 3,4 раза. Между тем количество волокон пропорционально величине поверхности глазного яблока, которая у крысы в 3,8 раз больше, чем у мыши.

Некоторое соответствие между количеством волокон в зрительном нерве и количеством ганглиозных клеток в сетчатке установили Ари и Гоур (1942) в исследовании, в котором подсчет клеток производили по ядрышкам (табл. 98).

Соотношение между количеством перекрестных и неперекрестных волокон и диаметр волокон зрительного нерва. Относительное количество перекрестных волокон в восходящем ряду млекопитающих, как видно из табл. 99, уменьшается.

Волокна зрительного нерва отличаются между собой по своему диаметру, а следовательно, и по скорости проведения. Поэтому импульсы, выходящие из сетчатки, одновременно приходят к следующему переключательному центру (внутреннему коленчатому телу) в различные сроки с промежутком до 2 м/сек. Так как в самой сетчатке имеются волокна бедные миелином, которые проводят импульс в 10 раз медленнее, указанный интервал при световом раздражении глаза равен 8 м/сек (Грюссер, Геллнер и Грюссер, Корнельс — Grusser, Hellner, Grusser, Cornells, 1962).

По данным Опделя (1936), в зрительном нерве у мужчины 30 лет находилось 92,3% волокон диаметром меньше 4 мк, 5,9% волокон диаметром от 2 до 4 мк и 1,8% волокон диаметром от 4 до 8 мк.

Диаметр волокон у кошки колеблется от 0,5 до 11 мк, все волокна миелинизированы (Бишоп и Клер — Bishop, Clague, 1955). В зрительном нерве находится 45,8% волокон диаметром < 2 мк, 50,7% волокон диаметром от 2 до 5,6 мк и 3,5% волокон

диаметром $>5,6$ мк (Чанг и Ченг, 1961). Диаметр волокон у лягушки колеблется от 1 до 6 мк, при этом 47% волокон не имеют миелиновой оболочки (Бишоп и Клер). У угря, *Conger vulgaris*, диаметр волокон колеблется от 1 до 8 мк; соотношение между тонкими и толстыми волокнами равно 3:1 (Эдриан и Мэтьюс, 1927).

Бишоп и Клер (1955) нашли следующее различие между волокнами зрительного нерва различного диаметра: у кошки волокна крупного калибра заканчиваются в клетках слоя *a* дорсального ядра наружного коленчатого тела, которые переключают на кору; следующая группа волокон, которая проводит импульсы в два раза медленнее, заканчивается в клетках слоя *b* наружного коленчатого тела, от которых волокна направляются к латеральному ядру зрительного бугра; 3-я группа, проводящая еще в 2 раза медленнее, заканчивается в претектальной зоне, и, наконец, наиболее медленно проводящие волокна 4-й группы заканчиваются в верхнем холме. По данным Б. Н. Клосовского и Ж. М. Кухтиной (1962), волокна зрительного нерва наименьшего диаметра, направляющиеся в переднее двуххолмие, происходят из мелких и средних ганглиозных клеток, которые расположены по преимуществу в височном секторе сетчатки, а волокна наибольшего калибра, направляющиеся в наружное коленчатое тело, происходят из крупных и средней величины клеток, которые расположены по преимуществу в височном секторе и желтом пятне.

Оппель (1963) приходит к выводу, что крупнокалиберные аксоны зрительного нерва исходят из гигантских мультиполярных клеток сетчатки, а самые тонкие аксоны — из униполярных клеток, обозначаемых как клетки типа *S*.

Таким образом, волокна зрительного нерва различного калибра отличаются между собой не только по скорости проведения импульсов, но и по месту своего возникновения и месту своего окончания.

§ 11. ОБОНЯТЕЛЬНЫЙ НЕРВ

Человек. С возрастом количество волокон в обонятельном нерве уменьшается, как это доказано Смитом (Smith, 1942) (табл. 100).

Кролик. Площадь обонятельной слизистой оболочки с каждой стороны равна $4,5 \text{ см}^2$. В 1 мм^2 находится 120000 обонятельных рецепторов. Всего в носовой полости с каждой стороны имеется около 60 миллионов обонятельных рецепторов. В каждой обонятельной луковице находится: 1900 гломерул, 45000 митральных клеток и 130000 корзинчатых клеток.

Каждая гломерула получает импульсы от 26000 рецепторов и проводит их через 24 митральные клетки и 68 корзинчатых.

В каждом обонятельном тракте у кролика содержится около 60000 волокон (Аллисон, Тернер — Allison, Turner, 1949).

У крыс в каждой обонятельной луковице находится 1825 гломерул (Аллисон, 1953).

Птицы. Относительная величина обонятельной луковицы значительно колеблется у разных птиц (табл. 101).

Чем больше у того или иного вида птиц развиты обонятельные луковицы, тем больше развиты у него парагиппокамповые и периамигдалярные структуры (Кобб — Cobb, 1960).

* *
*

Итак, на основании данных, приведенных в этой главе, можно в первом приближении допустить, что в черепномозговых нервах, не считая обонятельного, языкоглоточного и добавочного нервов¹, на одной стороне содержится около 70 тыс. эфферентных и около 1300 тыс. афферентных волокон.

Приблизительно половина эфферентных волокон, а именно волокна глазодвигательного, блокового и отводящего нервов, предназначены для иннервации мышц глазного яблока. Вторая половина иннервирует мимическую, жевательную и глотательную мускулатуру и (через посредство парасимпатических волокон) внутренние органы.

Подавляющее большинство афферентных волокон, и именно 1 млн. из 1 млн. трехсот тысяч, принадлежит зрительному нерву.

¹ О количественных исследованиях добавочного и языкоглоточного нерва мы встретили сведения только у Фирордта (1906), который приводит данные Розенталя 1845 г. Розенталь указывал, что в добавочном нерве находится 1300—1400 тонких и 2000—2500 толстых волокон, а в языкоглоточном нерве находится от 3500 до 4000 тонких волокон.

§ 1. ВЕС И ЛИНЕЙНЫЕ Р
ВЗРОСЛО

ВЕС ГОЛ

Исследования основных
значение для решения
мозга, асимметр
частями мозга и м

Существующее разноо
мозга (см. главу I) вызы
цих цифрах по весу мозга
Вес мозга отражает
мозга мужчин превышает
размерам. Однако относ
несколько превышает
(Штрац — Stratz, 1926
теории монофилетичес

Я. Я. Рогинский и М.
Аmano-Хайяси, Никола
блюдающиеся различ
разным территориальн
чительных соответстви
(табл. 103).

По Голинару, сред
1361, а у 190 негров —
мозга у японцев намно
Голинару (Я. Я. Рогински

Глава VI

ВЕС, ОБЪЕМ И ЛИНЕЙНЫЕ РАЗМЕРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА

§ 1. ВЕС И ЛИНЕЙНЫЕ РАЗМЕРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА ВЗРОСЛОГО ЧЕЛОВЕКА

ВЕС ГОЛОВНОГО МОЗГА

Исследования основных размеров мозга имеют определенное значение для решения вопросов, связанных с эволюцией головного мозга, асимметрией его структуры, соотношениями между частями мозга и между величиной мозга и всего организма.

Существующее разнообразие в методиках взвешивания мозга (см. главу I) вызывает некоторые противоречия в средних цифрах по весу мозга (табл. 102).

Вес мозга отражает половой диморфизм, и, как правило, вес мозга мужчин превышает вес мозга женщин по абсолютным размерам. Однако относительно веса тела вес мозга у женщин несколько превышает соответствующий параметр у мужчин (Штратц — Stratz, 1926). Приводя доказательства в пользу теории монофилетического происхождения рас человека, Я. Я. Рогинский и М. Г. Левин (1955) ссылаются на данные Аmano-Хайяси, Николаева и Бушмакина, показавших, «что наблюдающиеся различия в весе мозга (или объеме мозга) по разным территориальным группам не дают сколько-нибудь значительных соответствий с границами больших (основных) рас» (табл. 103).

По Топинару, средний вес мозга у 11 000 европейцев равен 1361, а у 190 негров — 1316 г. Внутригрупповые отличия веса мозга у японцев намного превосходят расовые отличия по Топинару (Я. Я. Рогинский, М. Г. Левин, 1955).

Одно из первых исследований о связи веса мозга с размерами тела проведено Гильченко (1899), который показал определенную зависимость веса мозга от длины тела.

Связь между весом мозга и весом тела, по данным различных авторов, сравнительно невелика.

Коэффициент корреляции колеблется от 0,10 до 0,349 (см. табл. 106, 107, 108).

Большое исследование Бонина (Bonin, 1934) посвящено исследованию объема и веса мозга у различных ископаемых и современных рас человека.

По данным Пирла (Pearle, 1905) (табл. 105), вариабильность веса мозга сравнительно велика, и по данному признаку сколько-нибудь заметной разницы между мужчинами и женщинами не наблюдается, хотя в большинстве случаев коэффициенты вариации веса мозга у женщин несколько превышают эти показатели у мужчин. Автор исследовал также вопрос о корреляции веса мозга с различными параметрами черепа, всего тела, а также с возрастными факторами. Из табл. 106, 108 следует, что между возрастом индивидуума и весом мозга имеется отрицательная связь.

Нельзя не отметить близкого сходства между данными А. А. Юргутиса (1957) и Пирла (1905) по величине коэффициента вариации веса мозга (табл. 106).

Мильман (Mühlman, 1957) (табл. 107) изучал вопрос о связи веса мозга с конституцией человеческого тела. У мужчин наибольший вес мозга наблюдается у пикников, наименьший — у лептосомного типа, а мускульный тип занимает по этому признаку промежуточное положение. Разница в весе мозга в зависимости от типа телосложения все же очень незначительна.

На связь веса мозга с тем или иным патологическим процессом указывал и подробно для своего времени обзор С. Н. Чернышев (1911). При скоропостижной смерти (травма черепа, острый живот, эпилептический статус) средний вес мозга составлял 1389 г, при остром отравлении — 1385 г, острых инфекциях со смертельным исходом через несколько дней (скарлатина, рожа, столбняк, сыпной тиф) — 1359 г. При хронических заболеваниях, тянувшихся месяцами и годами, вес мозга значительно ниже. Так, при сосудистых заболеваниях — 1210 г, болезни печени, сердца, прогрессивном параличе средний вес мозга равен 1285 г.

Гильченко (1899) показал, что при анемии мозга его вес равен 1366,2 г, а при гиперемии — 1387,2 г.

Следовательно, при оценке данных по весу мозга необходимо точно знать причину смерти и продолжительность заболевания.

К сожалению, в большинстве работ такие данные отсутствуют, а может быть, именно они и разъяснили бы имеющиеся расхождения между авторами по среднему весу мозга (см. табл. 102).

ЛИНЕЙНЫЕ РАЗМЕРЫ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Некоторые данные о размерах полушарий большого мозга привел Экономо (1929). Так, длина по медиальной линии полушария (линия, соединяющая оба полюса и проходящая по верхнему краю полушария вдоль щели, разделяющей полушария) колеблется от 440 до 480 мм. Длина мозга (кратчайшая линия, соединяющая оба полюса) равна 155—190 мм. Максимальная разница между длиной правого и левого полушария равна 5 мм. Из 10 измеренных экземпляров мозга у 6 левое полушарие было длиннее, чем правое, у 2 — правое длиннее, чем левое, а в 2 случаях они были равны. Максимальная ширина на уровне теменных бугров колеблется от 131 до 141 мм. Высота мозга колеблется от 108 до 117 мм.

Экономо приводит также некоторые размеры борозд и извилин мозга взрослого человека. Так, длина сильвиевой борозды колеблется от 60 до 90 мм. По данным Экономо, слева эта борозда длиннее, чем справа.

Длина центральной борозды (роландовой) колеблется от 90 до 115 мм. Разница между правой и левой бороздами составляет от 2 до 5 мм. Из 16 случаев в 6 справа роландова борозда была длиннее, чем слева. Длина извилины Гешля колеблется значительно: от 20 до 50 мм. В 8 случаях из 10 она была слева больше, чем справа. Максимальная разница между правым и левым полушариями по длине гешлевской извилины составила 12,5 мм.

По данным А. А. Юргутиса (1957), у человека после 30 лет происходит заметное уменьшение основных линейных размеров головного мозга (табл. 109).

Мозг с возрастом не только теряет вес, но и изменяет свою форму. Он становится длиннее и ниже.

§ 2. ВЕС И ОБЪЕМ ГОЛОВНОГО МОЗГА ЧЕЛОВЕКА В ПРОЦЕССЕ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

В литературе существует большое количество данных об увеличении веса мозга у человека до и после рождения и об его постепенном уменьшении в среднем и особенно старческом возрасте. Одним из наиболее ранних исследований об увеличении веса головного мозга до рождения является работа И. Бухштаба (1884), вышедшая из лаборатории Лесгафта. Данные этого автора не потеряли своего значения до настоящего времени. Представленные в его таблицах цифры хорошо согласуются с данными «Биологических таблиц» (1931—1933), а также с работами В. В. Бунака (1936) (табл. 110).

Несмотря на абсолютно меньшие размеры тела и мозга у девочек, темп роста у них не меньше, чем у мальчиков. Так,

длина тела у обоих полов увеличивается за весь период после рождения в 1,8 раза, вес тела — примерно в 8 раз, вес головного мозга — в 6,2—6,6 раза, т. е. вес мозга увеличивается почти так же, как вес тела. Как видно из таблиц М. С. Мильмана (1936), после рождения увеличение веса мозга значительно уступает росту веса тела (табл. 111).

Последующие исследования в основном подтвердили данные И. Бухштаба, хотя некоторые расхождения между авторами, зависящие от способа взвешивания, определения возраста плода и подбора материала все же имеются. Из сравнительно поздних отечественных исследований по весу мозга во внутриутробном периоде развития следует указать работу В. Я. Михайлеца (1952). Автор исследовал 95 плодов обоего пола в возрасте от 2 до 10 лунных месяцев. Взвешивание мозга производилось на аптекарских весах до его погружения в фиксатор. Исследование интересно применением биостатистических методов оценки прироста веса мозга и тела (табл. 112).

Автор показал, что наиболее интенсивный рост веса мозга наблюдается на 3-м лунном месяце. К 5 лунным месяцам увеличение мозга и веса тела резко снижается. Далее происходит медленное снижение темпов роста с последующим небольшим подъемом к концу беременности. Очевидно, что на протяжении всего внутриутробного периода прирост веса мозга превышает прирост веса тела. Однако относительно веса тела вес мозга испытывает непрерывное снижение, вплоть до 7-го месяца внутриутробной жизни.

В «Биологических таблицах» — *Tabulae biologicae* (1941) приводятся данные по вариабильности веса мозга на разных стадиях после рождения (табл. 112, 113). Основное уменьшение вариабильности происходит до 5—6 месяцев после рождения. Причина уменьшения коэффициентов вариации заключается, видимо, в уменьшении скорости роста мозга с возрастом. Высокая вариабильность веса мозга у новорожденного объясняется различными условиями развития мозга, как и всего плода, во внутриутробном периоде, разными сроками рождения и т. п.

Сопоставление роста веса мозга и веса тела проводилось неоднократно (см. обзор В. В. Бунака, 1936). В качестве наиболее характерного примера приводим таблицу 111 из работы М. С. Мильмана (1927). Из этой таблицы также следует вывод об уменьшении вариабильности веса мозга с возрастом. Так, за весь период развития от новорожденного до взрослого коэффициент вариации уменьшается в 2,5—3,5 раза. При этом, начиная с 6—7 лет, коэффициенты вариации входят в пределы, свойственные взрослому.

Мозг является отрицательно-гетерогенным органом, т. е. скорость его роста в онтогенезе отстает от скорости роста тела, что

выражается в уменьшении относительных размеров веса мозга от 12,29—12,81% у новорожденного до 2,43—2,41% у взрослого. Следует отметить, что относительный вес мозга у мужчин и женщин почти не отличается по величине и динамике изменения и в онтогенезе. По данным М. С. Мильмана, вес тела увеличивается после рождения до 20 лет у мужчин в 19 раз, а у женщин в 17 раз. Соответственно вес мозга за тот же период увеличивается по Мильману в 3,7 раза у мужчин и в 3,1 раза у женщин.

Вес мозга и его объем связаны с вместимостью мозгового черепа (табл. 114).

Как можно видеть из таблицы, за внутриутробный период объем мозга увеличивается в 1216 раз, а вес — в 1253 раза (!). Следовательно, с возрастом постепенно меняется удельный вес головного мозга. Если у плода 5 см (темя — копчиковой длины) удельный вес головного мозга равнялся 1, то уже на следующей стадии (5—10 см) он равен 1,0833 г/см³. Правда, в дальнейшем наблюдаются значительные колебания удельного веса. У новорожденного он равен 1,0306 г/см³. Сколько-нибудь закономерной разницы между ростом правого и левого полушария как по весу, так и по объему не наблюдается.

После рождения продолжается увеличение удельного веса головного мозга (табл. 115). Удельный вес мозга у новорожденного, по данным конференции, колеблется от 1,02 г/см³ до 1,06 г/см³, что близко совпадает с данными Данна (см. выше). Однако уже к 6-му месяцу жизни удельный вес возрастает до 1,14 (по данным «Биологических таблиц», 1941), но не увеличивается по данным Зиве (Siwe, 1931). Последний даже у 6-летнего ребенка установил, что удельный вес мозга равен 1,03 г/см³.

С возрастом изменяется соотношение между величиной объема мозга и емкостью черепа. Емкость черепа превосходит объем мозга у новорожденного в 1,01—1,06 раза, а к 1 году жизни — в 1,3 раза (табл. 115). По данным Зиве, соотношение изменяется менее значительно. Изменение удельного веса мозга и соотношения между объемом мозга и емкостью черепа отражают сложные возрастные морфо-физиологические сдвиги в развитии головного мозга и его защитных оболочек. Увеличение удельного веса мозга согласуется с результатами биохимических исследований, показавших уменьшение содержания воды в ткани мозга с возрастом (Бюргер — Bürger, 1957). Так, у новорожденного содержание воды в ткани головного мозга составляет 90%, к 3-му месяцу жизни оно падает до 87,3%, к 1—5 годам — до 79,8% и затем остается постоянным до конца жизни (Бюргер, 1957). Отставание роста мозга от увеличения емкости черепа обуславливается сложным комплексом причин, из которых не последнюю роль играет зависимость роста мозгового черепа от развития мышц головы и лицевого черепа.

Подробные исследования проведены рядом авторов по изменению веса головного мозга человека в позднем онтогенезе (после 20 лет). Так, по данным Бишоффа (Bischoff, 1880), вес мозга у мужчин достигает максимальной величины в период от 20 до 29 лет, а у женщин — от 15 до 19 лет. После 60 лет у мужчин и после 50 лет у женщин вес мозга начинает медленно уменьшаться (табл. 116).

Несколько иные данные приводит С. П. Чернышев (1911) — табл. 117. По его данным, максимальный вес мозга у мужчин наблюдается в период от 20 до 29 лет, затем происходит медленное падение веса до 50 лет, а затем более быстрое уменьшение веса. За весь период от 29 лет до 90 лет вес мозга мужчин уменьшается на 113 г. У женщин падение веса мозга также наблюдается после 29 лет, но особенно заметно вес мозга уменьшается после 49 лет.

На зависимости роста мозга от различных факторов указал А. В. Леонтович (1939), который исследовал мозг 228 мужчин и 113 женщин. В согласии с другими исследователями А. В. Леонтович показал, что вес мозга у мужчин увеличивается до 25 лет, а у женщин до 20 лет.

Исследование веса мозга и его вариабельности в молодом, среднем и пожилом возрасте провел А. А. Юргутис (1957). По материалам автора, минимальный вес мозга взрослого равен 1020 г, а максимальный — 1970 г. Несмотря на немногочисленность материала и его неоднородное распределение по возрастным группам, очевидно, что вес головного мозга во всех возрастах у женщин меньше, чем у мужчин. А. А. Юргутис, как и другие авторы, находит снижение веса мозга после 50 лет у мужчин и женщин. Этот вывод ясен из суммарной табл. 118. Из сравнения данных Хандмана (Handmann, 1906), Рёссле и Рулье (Rössle, Rouliet, 1932) и Бюргера (Bürger, 1957) следует, что быстрое нарастание веса мозга начиная от 6 до 10 лет сменяется периодом медленного нарастания веса мозга, которое продолжается до 21—30 лет, после чего наступает медленное падение веса мозга. Последнее явление особенно ярко выражено после 60 лет.

Сопоставление роста основных частей головного мозга в онтогенезе человека проведено Пфистером (цит. по «Биологическим таблицам», 1941). Это сравнение имеет определенное значение для понимания соотношения между ростом полушарий головного мозга и его стволовой части (табл. 119).

Из этой таблицы следует парадоксальный вывод о нарастании после рождения относительного веса мозжечка при одновременном уменьшении относительного веса полушарий большого мозга и постоянном весе ствола мозга.

В «Биологических таблицах» приводятся соотношения веса обоих полушарий головного мозга, мозжечка и ствола

(табл. 120). Уменьшение относительного веса полушарий мозга начинается до рождения; одновременно с падением относительного веса ствола происходит увеличение относительного веса мозжечка, которое продолжается до 1 года жизни. Относительный вес ствола с 3-го месяца внутриутробного периода до рождения уменьшается в 5,5 раза, а относительный вес мозжечка увеличивается за тот же период в 1,88 раза.

По Мейнерту (Meunert, 1871) у мужчин средний вес полушарий большого мозга равен 1085 г, мозжечка — 148 г и ствола 148 г. У женщин средний вес полушарий равен 954 г, мозжечка — 135 г и ствола — 132 г. И. Б. Бухштаб (1884) приводит данные о весе и объеме отделов головного мозга у 116 мужчин и 112 женщин в возрасте от 12 до 70 лет (табл. 121).

Очевидно, что вес большого мозга примерно в 9 раз больше веса мозжечка. Эти данные полностью согласуются с цифрами Пфистера.

§ 3. ЕМКОСТЬ МОЗГОВОГО ЧЕРЕПА У ДРЕВНЕЙШИХ ГОМИНИД, У ИСКОПАЕМОГО И СОВРЕМЕННОГО ЧЕЛОВЕКА

У ископаемых человекообразных обезьян четвертичного периода, так называемых австралопитековых, объем мозговой полости черепа составляет: у австралопитека африканского — 350 см³, австралопитека прометеева — 650 см³, плезиантропа трансваальского — 435—560 см³, парантропа — 650 см³. У современной человекообразной обезьяны (горилла), у самца, емкость мозгового черепа — 510 см³, а у самки — 440 см³ (Я. Я. Рогинский и М. Г. Левин, 1955).

Наиболее поразительным переходным признаком первого гоминида, обнаруженного Е. Дюбуа на Яве (1891—1893), является емкость мозгового черепа, равная 900 см³ (сравните емкость черепа гориллы — 500 см³ и современного человека — 1400 см³). Более поздние находки показали, что емкость мозгового черепа у питекантропа колеблется в пределах от 750 до 900 см³. У синантропа емкость черепа намного выше — от 915 до 1225 см³. У многочисленной и разнообразной по своей морфологии группы неандертальцев (*Homo neanderthalensis*) емкость черепа не только не отличается от соответствующего размера у современного человека, но и зачастую превосходит его. Так, у европейского неандертальца (Шапелль-о-Сен) вместимость черепа равна 1610 см³, у африканского неандертальца (Родезия) — 1325 см³ (по Вейденрайху — Weidenreich, 1943). В среднем объем мозгового черепа у неандертальца равен 1413 см³ (по Я. Я. Рогинскому и М. Г. Левину, 1955). У кроманьонцев отдельные индивидуумы обладали чрезвычайно высоким объемом мозга (до 1880 см³). В процессе становления современного человека, наряду с изменением внутренней струк-

туры мозга и его формы (о чем мы можем судить лишь по косвенным сравнительноанатомическим данным), происходило быстрое нарастание массы головного мозга. Однако у современного человека, начиная с кроманьонцев и кончая ныне живущими расами, заметного увеличения объема мозга не наблюдается. Отдельные авторы (Леке — Leche, 1913; Конклин — Koncklin, 1925; Лотт — Lotth, 1953; Верцинский — Wierzinski, 1956) полагают, что темп роста головного мозга, как и темп эволюции биологической организации человека, резко усилился в настоящее время. Холден (Holden, 1935) полагал, что в результате этой бурной эволюции через 500 000 лет современный человек будет так же отличаться от своего потомка, как мы отличаемся от питекантропа.

Вряд ли можно судить о том, что будет с видом *Homo sapiens* через 500 000 лет, однако за «последние» 10 000 лет значительных изменений в биологической организации человека не произошло. В частности, величина мозга не только не увеличилась, но и несколько уменьшилась (Бонин, 1934). Видимо, процесс эволюции головного мозга у современного человека происходит по линии не количественного увеличения нервных элементов (клеток), число которых весьма велико, а по пути усложнения связей между элементами. Именно таким путем обеспечивается развитие способностей человека и приспособления к самым разнообразным условиям существования (И. И. Глезер и В. П. Зворыкин, 1960).

Большие и очень тщательно проверенные данные об объеме головного мозга у современного и ископаемого человека приведены Бонином (1934) (табл. 122). Объем мозга автор определяет, измеряя вместимость черепа. Нужно иметь в виду, что последний параметр несколько превышает истинный объем мозга, и эта разница нарастает с возрастом. Если у новорожденного она составляет 20 см³ или 5,7% от емкости черепа, то к 20 годам эта разница достигает 300 см³ или 20% от емкости черепа (табл. 115). Поэтому данные Бонина дают лишь косвенное представление об истинном объеме мозга у взрослого человека.

Автор дает следующее распределение емкости черепа у современного человека: средняя арифметическая — $1446,2 \pm 3,81$ см³; квадратическое отклонение — $62,83 \pm 2,57$ см³; коэффициент вариации — 4,34%.

Автор приходит к выводу об уменьшении емкости черепа (а следовательно, и объема мозга) в Европе за последние 10 000—20 000 лет. Так, в верхнем палеолите средняя емкость черепа составляла 1505 см³, у кроманьонцев — 1570 см³, а у современных европейцев — $1446,1 \pm 5,9$ см³. Уменьшение это незначительно, но все же достоверно. Это уменьшение емкости черепа в процессе сапиентизации неандертальца связано с об-

щей грацилизацией скелета человека в результате развития прямохождения и использования искусственных орудий труда, что повело к уменьшению массы мышечного аппарата тела и головы (Я. Я. Рогинский и М. Г. Левин, 1955).

§ 4. ВЕС ГОЛОВНОГО МОЗГА В СРАВНИТЕЛЬНОАНАТОМИЧЕСКОМ РЯДУ ЖИВОТНЫХ

Многочисленные работы посвящены вычислению коэффициента цефализации — индекса, который по мысли авторов должен объективно отражать высоту организации того или иного животного через соотношение веса тела и веса мозга. Как показывает приведенная табл. 128, даже у приматов нет соответствия между величиной отношения веса мозга к весу тела и таксономическим и эволюционным положением того или иного вида. Поэтому Снелл (Snell, 1891), а затем Дюбуа (Dubois, 1916) и Я. Я. Рогинский (1933) разработали степенной коэффициент цефализации ($K_{\text{ц}}$), эмпирически найдя показатель $r=0,56$, т. е. степень, в которую нужно возвести вес тела. Формула тогда принимает вид:

$$K_{\text{ц}} = \frac{E}{P^{0,56}}.$$

Хауг воспользовался этим методом для вычисления коэффициента цефализации в ряду млекопитающих (табл. 123). Я. Я. Рогинский (1933) коэффициент цефализации вычислял по формуле квадратичного весового указателя головного мозга:

$$K_{\text{ц}} = \frac{E^2}{P}.$$

где E — вес мозга;
 P — вес тела.

По данным Я. Я. Рогинского этот указатель равен у человека 32, у слона — 9,62, у дельфина — 6,72, у человекообразных обезьян — 2,03—7,35, у американских обезьян — 0,55—8,4, у низших узконосых обезьян — 0,56—2,22, у полуобезьян — 0,13—1,37. Я. Я. Рогинский не без основания считает, что коэффициент цефализации велик у животных, имеющих добавочный орган для анализа внешней среды: руки, хобот, цепкий хвост и т. п. Наиболее значительные филогенетические изменения в величине мозга происходят у тех животных, которые меняют «способ чувствительно-двигательной ориентации во внешней среде».

Наиболее крупные на земле млекопитающие имеют в среднем вес мозга: кит (*Balaenoptera*) — 6700 г, слон (*Elephas*) — около 5200 г (Тоуер — Tower, 1953), дельфин — 1800 г (М. А. Гремяцкий, 1950).

По данным М. Ф. Нестурха (1959), относительный вес мозга у кита равен $\frac{1}{20000}$, а у слона — $\frac{1}{500}$, у лошади — $\frac{1}{400}$, а у собаки — $\frac{1}{250}$.

Шумахер (Schumacher, 1963) показала, что вес мозга по отношению к весу тела ниже у хорьков (*Mustela*) по сравнению с соответствующим показателем у куниц (*Martes*). Так, отношение веса мозга к весу у самцов и самок хорьков составляет 14,4 и 19,1%, а у куниц — 22,4 и 28,9% соответственно. Это различие касается не только общего веса мозга, но и соотношения между его частями. Относительный объем и вес переднего мозга от веса всего мозга у куниц равен 73,7%, а у хорьков — 70,22%. Сопоставив диких и домашних хорьков, автор делает заключение, что одомашнивание ведет к уменьшению веса мозга по отношению к весу тела, а также к уменьшению переднего мозга и изокортекса по отношению к весу мозга. Для домашних хорьков Шумахер нашла для конечного мозга показатель 70%, а для диких — 65%. По данным Герре (Herre, 1955), у собак вес конечного мозга от веса всего мозга составляет 55%, а у волков — 60%, у домашних кошек — 76%, а у диких — 79%.

В наиболее общем виде вопрос о связи веса тела и веса мозга был разработан Каунтом (Count, 1947). Автор исследовал связь веса мозга и веса тела у человека в онтогенезе, а также в сравнительно анатомическом ряду животных, начиная от рыб и кончая млекопитающими. Автор в своей чрезвычайно содержательной и математически краткой работе выдвигает ряд постулатов, в которых ставятся основные задачи исследования и попутно критикуются прежние представления Дюбуа (1930) и Бонина (1941) о связи веса мозга и тела. Дюбуа и Бонин полагали, что в онтофилогенезе связь между весом мозга и весом тела является прямо пропорциональной, т. е. чем выше вес тела, тем соответственно выше вес мозга. Правда, Дюбуа указал на более сложную форму этой зависимости и ввел константу 0,56 (см. выше).

Каунт из эмпирических данных выводит формулы, которые уточняют формулы Дюбуа и Бонина. Так, для каждого отряда млекопитающих Каунт дает формулу $Y = A + bX - cX^2$, а для рептилий $Y = A + bX + cX^2$, где Y — логарифм веса мозга; X — логарифм веса тела; A , b и c — характерные для каждого отряда константы, между которыми имеется отрицательная связь (—0,912). В качестве исходных данных автору послужили многочисленные таблицы различных авторов (табл. 124—128). Константы A и b определяют форму той или иной параболы и характеризуют: A — исходную точку параболы, т. е. если $X = 0$, то $Y = A$; иными словами, меньше A вес мозга в данном отряде быть не может; b показывает, в какой степени увеличение веса мозга связано с увеличением тела, т. е. чем больше b при всех прочих условиях — парабола располагается круче по отношению

к оси X и нарастание веса мозга идет, следовательно, интенсивнее; c обозначает изменение характера зависимости между весом мозга и весом тела в филогенетическом ряду. Чем больше c , тем больше кривизна параболы. Если c имеет знак минус, то рост веса мозга относительно веса тела замедляется, а если c имеет знак плюс, то, наоборот, происходит ускорение роста мозга. V и c вычисляются по формуле $b = \frac{cX^2}{2}$. На графиках,

где по оси X отложены логарифмы веса тела, а на оси Y — логарифмы веса мозга в восходящем ряду животных, Каунт показывает, что связь между этими параметрами выражается не прямой линией, а кривой (параболой), т. е. между весом тела и весом мозга не существует прямой зависимости, а имеет место либо замедление роста мозга после определенного этапа развития (млекопитающие), либо его ускорение (рептилии). Поэтому для рептилий парабола имеет выпуклость, обращенную книзу, а для млекопитающих — кверху. Если бы формула Дюбуа была справедлива, то указанная зависимость выражалась бы прямой линией с углом наклона, тангенс которого равен 0,56.

Каунт называет найденные им кривые экспонентами цефализации.

Приводим основные положения Каунта, вытекающие из его данных: 1) в периоде развития человека и других млекопитающих рост веса мозга по отношению к весу тела распадается на три периода: внутриутробный, переходный к детству и зрелый; 2) в большей части внутриутробного периода ростовые точки располагаются по прямой линии. Тоже наблюдается и после рождения, однако во внутриутробном периоде линия роста гораздо круче по отношению к оси абсцисс. В результате между обеими линиями возникает криволинейный переход. Каунт полагает, что переходный период означает конец митозов и начало интенсивного увеличения тела нейронов. Все указанные выводы сделаны на основании сопоставления логарифмов веса мозга и веса тела; 3) из сравнения онтогенеза человека с онтогенезом приматов и других млекопитающих вытекает, что в течение внутриутробного периода у приматов по сравнению с парнокопытными сильнее возрастает отношение веса мозга к весу тела. У человека после рождения рост мозга по отношению к весу тела менее значителен, чем у низших обезьян. Антропиды, однако, полностью сходны с человеком и даже обгоняют его по замедлению роста веса мозга относительно веса тела; 4) мозг человека в течение внутриутробного периода растет с той же скоростью, что и мозг обезьян; 5) у человека задолго до рождения формируется «зрелое» соотношение веса мозга и тела; 6) у человека и других млекопитающих в зрелом возрасте крупные индивидуумы не представляются «переросшими».

а мелкие — задержанными в развитии по отношению веса мозга к весу тела. Таким образом, связь между весом мозга и тела как в онтогенезе, так и в филогенезе представлена сложной кривой экспонентой цефализации. Чем выше развито то или иное животное, тем быстрее растет его мозг по отношению к весу тела до рождения и тем быстрее этот рост прекращается в постнатальном онтогенезе. Эти факты полностью согласуются с представлениями А. Н. Северцова о хронологических сдвигах и ускорениях развития наиболее важных органов в пренатальном онтогенезе.

Из его таблиц 125 и 126 следует заключение о том, что после рождения вес мозга у высших антропоидов нарастает больше, чем у низших обезьян. Так, если у шимпанзе после рождения вес мозга возрастает в 1,2 раза, то у тонкотела — в 1,5 раза. Правда, не исключено, что подобный вывод обусловлен случайным подбором материала и его немногочисленностью. Каунт приводит также подробные данные по онтогенетическим изменениям веса мозга у домашней кошки (табл. 124).

После рождения вес головного мозга кошки увеличивается в 4,7 раза, т. е. значительно больше, чем у приматов. За тот же период вес тела кошки увеличивается в 18 раз.

Очень интересные данные по увеличению веса мозга другого распространенного лабораторного животного представила Н. И. Дмитриева (1963). Автор исследовала 100 собак, при этом вычисляла абсолютный вес мозга, его отношение к весу тела, относительные прибавки, а также коэффициенты k и b в формуле аллометрического роста ($Y = bX^k$). Наибольшую интенсивность роста автор наблюдала в первую и во вторую неделю жизни, когда прирост составлял соответственно 38 и 46%. К 2-м месяцам жизни прирост снижается до 6%. По данным автора коэффициент корреляции между весом тела и весом мозга составляет 0,85—0,94. По-видимому, высокая величина этого коэффициента объясняется тем, что сравнивались не внутривозрастные ряды, а межвозрастные, что, как известно, ведет к ложной корреляции. Автор показывает, что вес мозга относительно веса тела уменьшается от 2,5—2,7% до 0,48% к 6 месяцам жизни. Показатель k в формуле Дюбуа также уменьшается с возрастом от 0,75 в первую неделю до 0,24 в 4 месяца. После рождения до 6 месяцев вес мозга собаки возрастает примерно в 7 раз, т. е. заметно больше, чем вес мозга кошки (табл. 127).

§ 5. ОБЪЕМ ЖЕЛУДОЧКОВ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Имеющиеся в литературе исследования свидетельствуют о большой вариабильности объема системы желудочков головного мозга у взрослого человека. Так, по Ласту и Томпсету

(Last, Tompset, 1953), у 14 мужчин и 10 женщин в возрасте от 29 до 73 лет объем желудочков колеблется от 7,4 до 56,6 см³. Какой-либо зависимости объема желудочков от размеров головного мозга не обнаружено. Объем определялся при помощи муляжей из пластмассы, причем сморщивание мозга составляло не более 2%.

Наиболее полной современной сводкой данных по размерам мозговых желудочков человека является монография Кнудсена (Knudsen, 1958).

Автор исследовал мозг 85 мужчин и 98 женщин в возрасте от 20 до 90 лет. Материал фиксировали экстракраниально в 10%-ном формалине на физиологическом растворе (17,5 г хлористого натрия на 1 л). Мозг разрезали на 4 блока фронтальными разрезами. Каждый блок зажимали между двумя пластинами из пластмассы и погружали в замкнутый водный сосуд, сообщаясь с мерной трубкой; затем отвинчивали одну из пластин и давали возможность воздуху выйти из желудочка в мерную трубку. По количеству вытесненной воздухом воды судили об объеме желудочка. III и IV желудочки измеряли при помощи инъекции агар-агара. Площадь эпендимы измеряли при посредстве планиметра после аккуратного отслаивания и деления ее на плоские кусочки.

Средний объем мозговых желудочков был равен 7 см³ с колебанием от 2 до 39 см³. Разница между объемом правых и левых желудочков в 37% случаев была не более 0,50 см³. В 48% левые желудочки преобладают над правыми и в 15% правые над левыми.

Автор приводит также данные о соотношении между частями боковых желудочков. Объем переднего рога равен 2,33 см³, центральной части и нижнего рога — 3,39 см³, а заднего рога — всего 1,28 см³. В среднем объем переднего рога составляет 35% объема мозговых желудочков, объем центральной части и нижнего рога — 48%, а объем заднего рога — 17%. Объем III мозгового желудочка равен в среднем 0,65 см³, IV — 0,85 см³.

Статистическое исследование показало полное отсутствие связи между размером головного мозга и его боковых желудочков, что полностью согласуется с данными Ласта и Томпсета. Кнудсен для оценки соотношения между объемом желудочков и весом мозга вводит индекс, обозначенный им как «фактор объема» (ф):

$$\Phi = \frac{\text{Объем боковых желудочков}}{(\text{Вес полушария})^2}.$$

В 70% случаев этот индекс слева больше, чем справа.

Для 300 измеренных желудочков поверхность эпендимы боковых желудочков в среднем оказалась равной 52 см². Спра-

ва — 50 см^2 , слева — 53 см^2 . Минимальная величина поверхности эпандимы составляет 29 см^2 , а максимальная — 104 см^2 .

Поверхность переднего рога составляет от общей поверхности $26,6\%$, центральной части — $38,6\%$, нижнего рога — $22,8\%$ и заднего рога — 12% . Площадь стенки бокового желудочка, образованной белым веществом, составляет от $18,85$ до $84,49 \text{ см}^2$ и возрастает по мере старения организма. При этом свод составляет от $0,89$ до $1,91 \text{ см}^2$, прозрачная перегородка — от $0,62$ до $5,40 \text{ см}^2$, мозолистое тело — от $7,58$ до $13,63 \text{ см}^2$. В состав серого вещества, ограничивающего желудочки мозга, входят: хвостатое ядро — на площади от $5,30$ до $11,03 \text{ см}^2$ (средняя $8,14 \text{ см}^2$), справа — $7,91$, слева — $8,37 \text{ см}^2$; гиппокамп — от $2,53$ до $7,34 \text{ см}^2$ (средняя $5,27$), слева — $4,98 \text{ см}^2$, справа — $5,56 \text{ см}^2$, зрительный бугор — от $0,93$ до $3,91 \text{ см}^2$ (средняя $1,98 \text{ см}^2$), справа — $1,94$, слева — $2,01 \text{ см}^2$.

Объем мозговых желудочков с возрастом постепенно увеличивается (табл. 129).

§ 1. ЛИНЕЙНЫЕ РАЗМЕРЫ

У человека длина головного мозга (Л. В. Блюменгау, 1953; А. А. Юргутис, 1957) составляет от 140 до 180 мм , ширина — от 80 до 100 мм , толщина — от 40 до 60 мм . Индекс колеблется от 75 до 90 . Вес среднего мозга человека (Л. В. Блюменгау, 1953; А. А. Юргутис, 1957) составляет от 10 до 15 г .

Исследование размеров мозга человека (Л. В. Блюменгау, 1953; А. А. Юргутис, 1957) показывает, что в среднем мозг человека имеет длину 140 мм , ширину 80 мм и толщину 40 мм . Индекс колеблется от 75 до 90 .

По Л. И. Степановичу (1957) ширина мозга человека в среднем составляет 80 мм , а толщина — 40 мм . Индекс колеблется от 75 до 90 .

Глава VII

СТВОЛ МОЗГА

§ 1. ЛИНЕЙНЫЕ РАЗМЕРЫ И ОБЪЕМ

У человека длина продолговатого мозга равна около 3 см (Л. В. Блуменау, 1925), варолиева моста — около 2,5 см (А. А. Юргутис, 1957), среднего мозга — немного более 1 см, причем задняя его поверхность несколько длиннее передней (Л. В. Блуменау); длина верхнего холма равна 6 мм (Ольшевский и Бакстер, 1954).

О размерах гипоталамуса имеются сведения в работе Куммера (Kummer, 1961). Куммер предложил индекс, который представляет собой отношение длины гипоталамуса к длине большого мозга, и определил его на препаратах мозга 295 млекопитающих. Индекс колеблется от 0,49 у низших грызунов до 0,07 у человека и, по мнению автора, хорошо отражает уровень развития мозга.

Вес среднего мозга человека равен 26 г по Фирорту (1906).

Исследование размеров продолговатого мозга, варолиева моста и среднего мозга на 361 препаратах головного мозга взрослых людей (198 мужчин и 163 женщины) было произведено А. А. Юргутисом (1957). Ширина продолговатого мозга у мужчин в возрасте от 17 до 40 лет по его данным равна $17,93 \pm 0,12$ мм, а в возрасте от 41 до 100 лет — $18,04 \pm 0,14$ мм. Разность между наибольшим и наименьшим размерами равна у мужчин 6 мм, у женщин 9 мм.

Зависимости размеров продолговатого мозга и варолиева моста от пола и возраста не было обнаружено (табл. 130).

По Л. И. Степановичус (1961) у взрослых длина варолиева моста составляет в среднем 22,28 мм и колеблется от 20 до 26 мм, а ширина равна в среднем 30,61 мм и колеблется от 27 до 34 мм. Размеры варолиева моста от 3 месяцев внутриутробного периода до рождения увеличиваются в 3 раза, а размеры средней мозжечковой ножки увеличиваются в еще большей мере: ее ширина составляет 1,5 мм у 3-месячного плода и 5,7 мм у новорожденного. После рождения продолжается уси-

ленный рост средней мозжечковой ножки, ее ширина к 2 годам увеличивается до 10 мм. Далее, до 16 лет, ее ширина увеличивается уже не столь бурно и равна у взрослых в среднем 13,91 мм (от 11 до 16 мм).

Ширина основания ножки мозга, с одной стороны, равна в среднем 14,3 мм. Асимметрию ножек (по их ширине) наблюдали на многих препаратах; при этом одинаково часто правая была больше левой и левая больше правой, но в среднем левая была равна правой (А. А. Юргутис).

Объем зрительного бугра у человека по измерениям планиметром проекций непрерывных серий парафиновых срезов равен около 3,3 см³. У шимпанзе по сравнению с семенопитеком объем зрительного бугра увеличивается пропорционально увеличению поверхности коры. Между тем у человека по сравнению с обезьянами зрительный бугор увеличивается меньше, чем поверхность коры (табл. 131).

До рождения у человека имеется расхождение между темпами развития дорсального таламуса, гипоталамуса и субталамуса: от 8 недель до 31 недели внутриутробного периода относительный объем дорсального таламуса увеличивается почти в два раза, относительный объем эпиталамуса уменьшается в 9 раз, а относительный объем гипоталамуса и вентрального таламуса уменьшается в 2,5 раза (М. М. Курепина, 1938 и 1940).

§ 2. ОБЪЕМ СТОЛОВЫХ КЛЕТЧНЫХ ФОРМАЦИЙ

Длина ядер мозгового ствола у человека по сериям микроскопических срезов была измерена Ольшевским и Бакстером (1954) (табл. 132). Большой длиной отличаются ядро нежного пучка (13 мм), нижняя олива (10 мм), гигантоклеточное ядро ретикулярной формации (10—12 мм) и locus coeruleus (12 мм).

Татеиси (1959) измерил объем нижней оливы у быка, оленя, кабана, свиньи и козы. Оказалось, что объем главной оливы составляет от 15,9 до 23,1%, медиальной — от 43,7 до 55,9% и дорсальной от 20,4 до 33,7% объема комплекса нижней оливы. Часть нижней оливы, связанная с корой мозжечка, составляет от 38,2 до 46,9%, часть, связанная со стрио-рубральной системой, — от 18,7 до 25,3% и часть, связанная со спинным мозгом, — от 32,4 до 37,2% объема всего комплекса нижней оливы.

Таким образом, у копытных, от неуклюжей свиньи до быстрого оленя, объем главной оливы не превышает 25% объема всего комплекса нижней оливы, а часть оливы, связанная с корой мозжечка, не превышает 50% всего комплекса.

Исследование объема красного ядра по непрерывным сериям цитоархитектонических срезов было произведено Н. И. Артюхиной. Результаты исследования приведены в табл. 133.

Красное ядро у человека имеет большой абсолютный ($136,8 \text{ мм}^3$) и относительный (9%) объем по сравнению с животными. У животных ниже приматов объем красного ядра составляет всего от 1,6% до 2,9% объема среднего мозга. Относительная величина красного ядра столь близка у таких разных животных, как кенгуру, крыса, свинья и макак, что трудно сделать какое-либо заключение о факторах, влияющих на эту величину.

Размер люисова тела (субталамического ядра) у человека равен по медиолатеральной оси 10—13 мм, по дорсовентральной — 3—4 мм, по rostro-каудальной — 6—7 мм (Дежерин — Dejerine, 1901). Объем люисова тела у взрослого человека равен 158 мм^3 , zonae incertae — 58 мм^3 и черного вещества — 678 мм^3 (Бонин и Шерифф — Bonin, Shariff, 1951).

Объем люисова тела в онтогенезе у человека увеличивается более быстрыми темпами, чем объем красного ядра и черного вещества. У новорожденного объем люисова тела достигает уже 65%, а объем красного ядра и черного вещества только около 40% объема тех же ядер у взрослого. К 7 годам темпы роста всех трех ядер выравниваются и их объем уже близок к объему у взрослого (Л. А. Кукуев, 1963) (табл. 134).

В восходящем ряду приматов, от полуобезьян до человека, объем люисова тела и черного вещества увеличивается в одинаковой степени, а объем zonae incertae отстает. В особенности бросается в глаза отставание роста zonae incertae при сопоставлении мозга шимпанзе и человека (табл. 135).

Объем внутреннего коленчатого тела — важнейшего переключающего ядра слухового анализатора — на препаратах мозга 5 взрослых людей колебался от 51 до 79 мм^3 . Правое и левое внутреннее коленчатое тело могут различаться между собой по объему весьма значительно, например, в одном наблюдении объем левого был равен $50,6 \text{ мм}^3$, а правого — $74,8 \text{ мм}^3$. Объем обоих коленчатых тел вместе колебался у человека от $125,4$ до $149,2 \text{ мм}^3$, у шимпанзе был равен 73 мм^3 , у оранга — $67,7 \text{ мм}^3$ и у гиббона — $24,8 \text{ мм}^3$ (С. М. Блинков и В. П. Зворыкин, 1950). У мангобея и у человека объем внутреннего коленчатого тела больше объема нижнего бугра четверохолмия, которое представляет собой рефлекторный подкорковый центр слухового анализатора, а у собаки и особенно у летучей мыши, отличающейся особой остротой слуха, напротив, превалирует объем нижнего двуххолмия (В. П. Зворыкин, 1957 и 1959) (табл. 136).

Особое развитие нижнего двуххолмия у животных, ориентирующихся во внешней среде главным образом посредством слуха, нашел также Лютгемейер (Lütgemeyer, 1962). Он измерил объем подкорковых слуховых центров у различных представителей рукокрылых: летучих мышей (*Pipistrellus*, *Myotis* и *Eptesicus*), ориентирующихся по слуху, у летучей собаки (*Pte-*

corpus), ориентирующей главным образом посредством зрения и обоняния, и у крылана (*Rousettus*), занимающего промежуточное положение (табл. 137). Так же, как и в исследовании В. П. Зворыкина, у летучей мыши выявилось особое развитие стволовых слуховых центров. У летучей собаки в противоположность летучим мышам, а также человеку, собаке и обезьяне абсолютный и относительный объем дорсального ядра улиткового нерва преобладает над объемом вентрального ядра.

Объем главного подкоркового переключательного центра зрительного анализатора — наружного коленчатого тела — у человека равен $60,6 \text{ мм}^3$. При этом объем его мелкоклеточных слоев резко преобладает над объемом его крупноклеточных слоев, и объем слоев, в которых заканчиваются перекрестные волокна, почти в 1,5 раза больше объема слоев, в которых заканчиваются неперекрестные волокна от сетчатки (табл. 138) (Чако — Chacko, 1948).

Объем наружного коленчатого тела зависит от размеров мозга животного, а также от видовых особенностей развития зрительных функций, как показали измерения, произведенные Сольницким (*Solnitzky*, 1945) (табл. 139).

Соотношение между подкорковым рефлекторным и переключательным центрами зрительного анализатора, т. е. соотношение между объемом верхнего бугра четверохолмия и наружным коленчатым телом, различно у разных животных: у обезьян (мангобея) наружное коленчатое тело объемом 41 мм^3 больше верхнего бугра, имеющего объем, равный всего 29 мм^3 , а у собаки, напротив, наружное коленчатое тело объемом 30 мм^3 меньше верхнего бугра, имеющего объем 42 мм^3 (В. П. Зворыкин, 1960).

Таким образом, у животных, у которых ведущим анализатором при ориентации во внешней среде является зрение (приматы), увеличен объем подкорковых зрительных центров, а у животных, которые ориентируются главным образом по слуху (собака, летучая мышь), увеличен объем подкорковых слуховых центров.

Сравнительное исследование объема внутреннего и наружного коленчатого тела у собаки произвела Сихова (*Sychowa*, 1961). Объем внутреннего коленчатого тела оказался равен $106,5 \text{ мм}^3$, а наружного — $75,2 \text{ мм}^3$, т. е. значительно больше, чем по данным как В. П. Зворыкина, так и Сольницкого, но соотношение между коленчатыми телами оказывается таким же, каким его нашел З. П. Зворыкин: внутреннее коленчатое тело в 1,5 раза больше наружного.

Соотношение между подкорковыми рефлекторными и переключательными центрами слухового анализатора, параллельно с соотношением между подкорковыми рефлекторными и переключательными центрами зрительного анализатора.

грызунов
табл. 141
абсолютный
больше, чем у
роль играет зрительный
и наружного коленчатого
ской свиньи. Сухов
своим экологическим
Различные формации
зависят от неодинаково
зависят в ряду прим
у приматов остаются яд
бугра. У шимпанзе по
них увеличиваются мед
medianum Luysi (в 5,6
панзе больше других уве
nucleus lateralis A (в 3,6
тем как общий объем
у него всего в 2,4 раза
Объем ядер зрительн
(1961), трудно сопос
М. М. Курепиной, всл
ядер. Как и у примато
тельного бугра состав
(табл. 142). В целом об
ным Сиховы, равен 59
§ 3. КОЛИЧЕСТВО И ГУ
НИЖНЕГО
В ретикулярной ф
мозга находится от
2 000 000 до 2 500 000
угловатую, округлую
колеблется от 20×3
 $25 \times 50 \text{ мк}$. Размер
и $10 \times 20 \text{ мк}$ (Бекер
1950). На основании
в случае смерти бол
воду, что дыхательн
ками, а сосудистый
ками. Даже при гибе
ляции продолговатог
дыхания. Напротив,
ние не нарушалось,
дисто-сердечной деят

у грызунов представила Ж. М. Кухтина (1962 и 1963) (табл. 140). У морской свинки, у которой слух развит лучше, абсолютный и относительный объем нижнего двухолмия больше, чем у белки. Между тем у белки, у которой ведущую роль играет зрительный анализатор, объем верхнего двухолмия и наружного коленчатого тела значительно больше, чем у морской свинки. Сурок занимает промежуточное положение по своим экологическим и морфологическим особенностям.

Различные формации зрительного бугра у приматов развиваются неодинаково (табл. 141). Наиболее значительно увеличивается в ряду приматов медиальное ядро. Стабильными у приматов остаются ядра ретикулярной формации зрительного бугра. У шимпанзе по сравнению с семенопитеком больше других увеличиваются медиальное ядро (в 6,4 раза) и *centrum medianum* Luysi (в 5,6 раза). У человека по сравнению с шимпанзе больше других увеличивается переднее ядро (в 3,7 раза), *nucleus lateralis A* (в 3,6 раза) и подушка (в 3,3 раза), между тем как общий объем дорсального таламуса увеличивается у него всего в 2,4 раза (М. М. Курепина, 1938).

Объем ядер зрительного бугра у собаки, по данным Сиховы (1961), трудно сопоставить с результатами исследования М. М. Курепиной, вследствие расхождения в классификации ядер. Как и у приматов, у собаки большую часть объема зрительного бугра составляют вентральное и латеральное ядра (табл. 142). В целом объем зрительного бугра у собаки, по данным Сиховы, равен 599, 5 мм³.

§ 3. КОЛИЧЕСТВО И ГУСТОТА РАСПОЛОЖЕНИЯ КЛЕТОК В ЯДРАХ НИЖНЕГО ОТДЕЛА МОЗГОВОГО СТВОЛА

В ретикулярной формации на одной стороне продолговатого мозга находится от 75 000 до 100 000 крупных клеток и от 2 000 000 до 2 500 000 мелких клеток. Крупные клетки имеют угловатую, округлую и веретенообразную форму, их размеры колеблются от 20 × 35 до 35 × 75 мк и составляют в среднем 25 × 50 мк. Размер мелких клеток колеблется около 8 × 8 мк и 10 × 20 мк (Бекер, Мацке и Браун — Baker, Matzke, Brown, 1950). На основании клинико-анатомических сопоставлений в случае смерти больных полиомиелитом авторы пришли к выводу, что дыхательная функция регулируется мелкими клетками, а сосудисто-сердечная деятельность — крупными клетками. Даже при гибели 65% мелких клеток ретикулярной формации продолговатого мозга у больных не нарушалась циркуляция крови, но при этом наступали тяжелые расстройства дыхания. Напротив, при гибели до 80% крупных клеток дыхание не нарушалось, но появлялись тяжелые расстройства сосудисто-сердечной деятельности. Вместе с тем нарушения функции

наступали только после повреждения определенной части клеток ретикулярной формации. Так, до 31% мелких клеток могло быть поражено без того, чтобы наступили изменения дыхания, и до 19% крупных клеток могло быть поражено без того, чтобы наступили расстройства сосудисто-сердечной деятельности. Таким образом, в исследовании Бекера, Мацке и Брауна ставится вопрос, какая часть нейронов, принадлежащих к формации (в данном случае к ядрам ретикулярной субстанции продолговатого мозга), должна погибнуть, чтобы появились симптомы нарушения функции, и сколько нейронов может погибнуть без того, чтобы в клинике эти симптомы можно было обнаружить.

Количество клеток в $0,01 \text{ мм}^3$ гигантоклеточном ядре, *n. gigantocellularis*, колебалось в среднем по каждому из 4 наблюдений от 22 до 28. При этом не было обнаружено разницы по плотности расположения клеток между человеком 26 и 82 лет. В парагигантоклеточном ядре, *n. paragigantocellularis dorsalis*, в 4 наблюдениях количество клеток колебалось от 22 до 37 в $0,01 \text{ мм}^3$ (С. М. Блинков).

В нижней оливе количество клеток у человека колебалось от 72 до 117 в $0,01 \text{ мм}^3$.

У макака в одном наблюдении в комплексе нижней оливы на одной стороне оказалось 132 690 клеток, из них в главной оливе — 65 800, в нижней добавочной оливе — 42 780 и в верхней добавочной — 21 910 (С. М. Блинков).

У кошек в нижнем ретикулярном ядре, по данным Крига (Krieg, 1962), содержится от 7,5 до 12,5 клеток в $0,01 \text{ мм}^3$. М. Шейбел и А. Шейбел (M. Scheibel, A. Scheibel, 1962) нашли, что в среднем в $0,01 \text{ мм}^3$ мозгового ствола в области нижних двух его третей содержатся 33 клетки. Так же, как и мы, у человека М. Шейбел и А. Шейбел нашли у котят в парагигантоклеточном ядре более плотное расположение клеток, чем в гигантоклеточном.

На симпозиуме, посвященном ретикулярной формации, в докладе М. Шейбела и А. Шейбела было указано, что в 10^6 мк крупноклеточной части ретикулярной формации ствола мозга содержится 15—30 клеток, в мелкоклеточной части — 20—50 клеток, в парамедиальных ядрах — 40—60 клеток, в покрывке моста — 20—40 клеток и покрывке среднего мозга — 30—50 клеток. В среднем количество клеток в 10^6 мк в формациях нижних двух третей мозгового ствола было равно 33; все данные были получены при изучении препаратов мозга 10-дневных котят. Основываясь на приведенных только что данных, Домино (Domino) в своем докладе упомянул, что при раздражении участка ретикулярной формации объемом 1 мм^3 можно оказывать влияние приблизительно на 33 000 нейронов ретикулярной формации. Это утверждение вызвало возражение Крига, который высказал мнение, что число клеток ретикуляр-

ных ядер достигает нескольких сот в кубическом миллиметре. В дальнейшем на том же симпозиуме было установлено, что М. Шейбел и А. Шейбел ошиблись в 10 раз, т. е. число клеток в $0,001 \text{ мм}^3$ равно не 33, а 3,3. (См. в кн.: «Ретикулярная формация» под ред. Джаспера, русский перевод, 1962, стр. 43, 268, 282 и 285). Следовательно, они нашли в ретикулярной формации у кошки плотность расположения клеток того же порядка, что и найденная нами у человека.

Площадь клеток ретикулярного ядра продолговатого мозга в среднем на фронтальных срезах равна $434,6 \text{ мк}^2$, на сагитальных срезах — $253,5 \text{ мк}^2$ и на горизонтальных срезах — $181,1 \text{ мк}^2$. Отношение меньшего диаметра к большему в среднем на фронтальных срезах равно от 2 : 10 до 8 : 10, а на сагитальных и горизонтальных срезах — от 2 : 10 до 6 : 10 (Кумаи, 1959).

§ 4. КОЛИЧЕСТВО КЛЕТОК В ЧЕТВЕРОХОЛМИИ И КОЛЕНЧАТЫХ ТЕЛАХ

НИЖНИЕ БУГРЫ ЧЕТВЕРОХОЛМИИ И ВНУТРЕННИЕ КОЛЕНЧАТЫЕ ТЕЛА

У человека в возрасте от 29 до 61 года количество клеток в $0,01 \text{ мм}^3$ нижнего бугра четверохолмия равно в среднем 150,66 и колеблется от 72,8 до 236,7 клеток (С. М. Блинков). По В. П. Зворыкину (1959) объем нижнего бугра четверохолмия у человека равен 38 мм^3 . Отсюда можно заключить, что количество клеток в одном нижнем бугре равно около 570 000. О количестве клеток во внутреннем коленчатом теле у человека сведения не были найдены.

У макака Чау (Chaw, 1951) измерил количество клеток в 4 случаях на срезах толщиной 25 и 50 мк; при этом он подсчитывал ганглиозные клетки по их ядрам. В нижнем бугре в среднем он насчитал около 400 000 клеток и примерно столько же во внутреннем коленчатом теле (табл. 143).

Количество клеток во внутреннем коленчатом теле у белой крысы оказалось равным 12 037 (Л. А. Абатурова).

ВЕРХНИЕ БУГРЫ ЧЕТВЕРОХОЛМИИ И НАРУЖНЫЕ КОЛЕНЧАТЫЕ ТЕЛА

У человека в верхнем холме находится в среднем 123,5 клеток в $0,01 \text{ мм}^3$. Верхний холм отличается значительной плотностью расположения глиальных клеток — в среднем до 1320 в $0,01 \text{ мм}^3$ (С. М. Блинков).

По данным Баладо и Франке (Balado, Franke, 1934) общее количество клеток в наружном коленчатом теле у человека

равно 568845, из них крупных 86181 и мелких — 482664. Методика подсчета ими не была указана.

Чако (Chacko, 1948) на 10-микронных парафиновых срезах подсчитал в наружном коленчатом теле большее количество клеток — около миллиона. Среди них мелких клеток примерно в 10 раз больше, чем крупных. Перекрестных мелких клеток, т. е. клеток, к которым подходят перекрестные волокна зрительного нерва, на одну треть больше, чем неперекрестных. Среди крупных же клеток перекрестных в 2 раза больше, чем неперекрестных. Густота расположения перекрестных клеток, как крупных, так и мелких, больше, чем неперекрестных (табл. 144).

Величину клеток наружного коленчатого тела у человека в норме, а также в случае транснейрональной дегенерации через 40 лет после потери левого глаза измерил Голдби (Goldby, 1957). В случае транснейрональной дегенерации проекционная величина клеток I и II слоев уменьшилась на 32%, а клеток с III по VI слой — на 48%. Таким образом, крупные клетки слоев I и II меньше, чем клетки с III по VI слой, страдают после обрыва связей с сетчаткой. Объем слоев, в которых произошла атрофия клеток, уменьшился на 50%, а густота расположения ганглиозных клеток в этих же слоях не изменилась. Следовательно, в атрофичных слоях, помимо уменьшения величины сохранившихся клеток, произошло исчезновение 50% клеток.

Наружное коленчатое тело резко отличается от внутреннего коленчатого тела большим количеством синаптических окончаний (Смит, Джибсон Пуркис — Smithies, Gibson, Purkis, 1957) (табл. 145).

У макака в наружном коленчатом теле почти столько же клеток, как и у человека, а именно 1018190 по Сюлливану и Катену (Sullivan Kuten, 1958) и около 1 млн. клеток по данным Чау с сотрудниками (Chow, J. Blum, K. Blum, 1950). В табл. 146 представлены результаты, полученные на одном и том же материале тремя исследователями, которые производили независимо друг от друга подсчеты количества и густоты расположения клеток на срезах толщиной 50 мк. В 0,01 мм³ они нашли около 300 клеток. Как и в других формациях, плотность расположения клеток в наружном коленчатом теле у макака оказалась больше, чем у человека.

Соотношение между количеством крупных и мелких клеток в наружном коленчатом теле у макака равно от 1:7 до 1:8 (Ле Гро Кларк — Le Gros Clark, 1941). Следовательно, у макака относительно больше крупных клеток, чем у человека.

Количество клеток в наружном коленчатом теле в сравнительном ряду млекопитающих было подсчитано Г. А. Вышинской (1961). Количество клеток возрастает от насекомоядных к приматам, а у макака, так же как и по данным других иссле-

дователей, не отличается от количества клеток в наружном коленчатом теле человека. Оно равно у ежа — 7980, крота — 11 694, кролика — 93 735, собаки — 521 642, макака — 1 154 010.

В наружном коленчатом теле у белой крысы С. В. Сазоновой (1960) было подсчитано 13 137 клеток, из них в вентральном ядре — 4688 и в латеродорсальном — 8449. При сопоставлении с данными других исследователей надо иметь в виду, что измерения были произведены не путем подсчета ядрышек, а путем подсчета клеточных тел на срезах толщиной 20 мк.

§ 5. ПРОВОДЯЩИЕ ПУТИ МОЗГОВОГО СТВОЛА НИЖЕ МЕЖУТОЧНОГО МОЗГА

Сведения о количестве волокон в проводящих системах мозгового ствола у человека относятся к корково-мостовым пучкам. Сведений об остальных проводящих системах у взрослого мы не нашли, за исключением приведенного у Глиса указания на наличие в спино-таламическом пучке на уровне среднего мозга 2000 волокон.

У макака количество волокон в проводящих путях продолговатого мозга подсчитал Кавамура (1959). В заднем продольном пучке он нашел 6200 волокон, из них 50% диаметром меньше 3 мк, в тектоспинальном пучке — 5870, из них 50% диаметром меньше 3 мк, в медиальной петле — 24 510, из них 60% диаметром от 3 до 9 мк, в веревчатом теле — 22 720, в спино-таламическом пучке — 9180, в вентральном спино-церебеллярном пучке — 11 590 и в нисходящем корешке тройничного нерва — 25 020 волокон, из них 57% диаметром меньше 3 мк.

Поражает очень большое количество волокон в нисходящем корешке тройничного нерва сравнительно с спино-таламическим пучком, в котором Кавамура нашел 9000 волокон. Оказывается, что в нисходящем корешке тройничного нерва, в котором проходят волокна, проводящие болевую, температурную и, вероятно, тактильную чувствительность от головы, во много раз больше волокон, чем в спино-таламическом пучке, проводящем болевую и температурную чувствительность от всего остального тела, т. е. туловища и конечностей.

Общее количество (мякотных и безмякотных) волокон в корково-мостовых и пирамидном пучках у человека и макака представил Ферхарт (Verhaart, 1950) (табл. 147 и 148).

У человека пучок Арнольда содержит в основании ножки мозга больше волокон, чем пучок Тюрка, т. е. у человека к ядрам моста проходит больше волокон от коры лобной доли, чем от коры теменной, височной и затылочной долей. Напротив, у обезьяны больше волокон в пучке Тюрка.

У обезьяны на уровне продолговатого мозга в пирамидном пучке содержится больше волокон, чем в основании ножки

мозга, где он проходит в среднем сегменте. После экстирпации двигательной коры у макака при перерождении всех волокон в пирамиде продолговатого мозга количество волокон в пучке Тюрка не изменялось, и в нем не было перерожденных волокон. Следовательно, наблюдающееся у макака увеличение количества волокон в пирамидном пучке на уровне продолговатого мозга объясняется тем, что к нему присоединяется часть волокон из пучка Арнольда.

У людей, у которых в детстве пирамидный и корково-мостовые пучки волокон были на одной стороне разрушены патологическим очагом, на противоположной стороне развивалась компенсаторная гипертрофия, которая заключалась в увеличении количества волокон более крупного диаметра. Так, в пирамидном пучке в основании ножки на стороне, противоположной той, на которой пирамидный пучок был перерожден, количество волокон диаметром 8 мк и больше увеличилось с 7—15 до 12—25 тыс.

§ 6. МЕЖУТОЧНЫЙ МОЗГ. КЛЕТКИ И ВОЛОКНА

Супраоптическое и паравентрикулярные ядра и их связи с гипофизом. У человека около 100 000 волокон, возникающих в гипоталамусе, входит в воронку и заканчивается в нейрогипофизе. Эти волокна лишены миелиновой оболочки и возникают главным образом в супраоптическом и паравентрикулярных ядрах (Расмуссен, 1938 — цит. по Пиил — Peele, 1954).

В супраоптическом ядре у человека содержится на одной стороне от 50 000 до 75 000 клеток (Расмуссен, 1938; Мортон, 1961 — цит. по Маккубин и ван Бурен — MacCubbin, Van Buren, 1963). При этом в дорсолатеральном отделе ядра содержится от 40 000 до 50 000 клеток, а в дорсомедиальном и вентромедиальном отделах — от 15 000 до 30 000 клеток. В 1 мм³ супраоптического ядра находится от 10 000 до 20 000 клеток.

В паравентрикулярных ядрах у человека находится от 40 000 до 55 000 крупных клеток и около 30 000 мелких клеток. При этом в 1 мм³ содержится от 10 000 до 20 000 крупных клеток и от 8 000 до 12 000 мелких.

После гипофизэктомии у человека при исследовании через длительные промежутки времени после операции (от 6 до 32 месяцев) в супраоптическом ядре находилось не более 12 000 клеток, в паравентрикулярных ядрах — не более 23 000 крупных и не более 27 000 мелких клеток. Таким образом, после гипофизэктомии у человека гибнет не меньше 75% клеток супраоптического ядра и не менее 40% крупных и 10% мелких клеток паравентрикулярных ядер (Маккубин и Ван Бурен, 1963).

У животных после перерезки воронки гибнет от 80 до 90% клеток супраоптического ядра и около 20% клеток паравентрикулярных ядер (Расмуссен — цит. по Пиил, 1954).

В клетках гипоталамуса мыши, исследованных с помощью электронного микроскопа, Мураками Маширо (1962) описал мощно развитый аппарат Гольджи, в просветах которого располагаются осмиофильные зерна двух типов: более мелкие, диаметром 1000—2000 Å, которые встречаются не только в телах, но и в отростках клеток, а потому, вероятно, представляющие собой видимый в световом микроскопе нейросекрет, и более крупные, диаметром 4000—6000 Å, функциональное значение которых не ясно.

В латеральном гипоталамусе морской свинки нейросекреторные клетки, содержащие ацидофильный секрет, впервые появляются на 3—4-й день после рождения, их количество растет до 8—10-го дня, когда оно равно в среднем 1116, и затем падает до 348 у половозрелого животного на 90—95-й день после рождения (Барри и др. — Barry a. oth., 1961).

У белых крыс в dioestrus в супраоптическом ядре 36% клеток содержат нейросекрет, а в паравентрикулярном ядре — 14,56% клеток. В oestrus, т. е. в периоде повышенной сексуальной активности, количество клеток, содержащих нейросекрет в супраоптическом ядре, падает до 5,7%, а в паравентрикулярном — до 2,24%. В ответ на резкие слуховые, зрительные и электрические раздражения количество клеток, содержащих нейросекрет, через 3 ч падало в супраоптическом ядре с 36,11 до 13,85% и через 72 ч — до 3,85%, и в паравентрикулярном ядре — с 14,56% соответственно до 0,4 и 0,5%. Объем ядра, вычисленный по формуле $V = \frac{4}{3} \pi \cdot a^2 b$, где a — половина более

короткого диаметра, b — половина более длинного диаметра, после травматизации увеличивался. Это увеличение рассматривается как «функциональный отек ядра» (Арвай, Белени, Балаши и Якубек — Arvay, Bölönyi, Balazsy, Jakubec, 1960).

Сосковидные тела и их связи. Сосковидные тела и их приводящие пути представляют большой интерес и связи с тем, что, как было установлено за последнее десятилетие, между главными афферентами и эфферентами сосковидного тела и количеством клеток в нем, а также связанном с ним передним ядром зрительного бугра имеются строгие количественные соотношения. Эти соотношения остаются постоянными в ряду млекопитающих от крысы до человека. При этом у человека очень сильно возрастает количество нейронов во всех основных звеньях цепи, в которую включены сосковидные тела.

При учете количества клеток в сосковидных телах обычно принимают во внимание медиальное ядро, так как количество клеток в нем во много раз больше, чем в латеральном ядре:

у кошки — в 25 раз, у кролика — ■ 50—60 раз, по данным Гиллери (Guillery, 1955) (табл. 149).

У человека в медиальном ядре сосковидного тела находится около 400 000 клеток — в 6—7 раз больше, чем у мартышки, по данным Пауэлла, Гиллери ■ Кауэна (Powell, Guillery, Cowan, 1957). Следовательно, количество клеток в сосковидном теле у человека увеличивается по сравнению с обезьяной очень сильно — больше, чем, например, количество клеток в затылочной области коры большого мозга. У мартышки в сосковидном теле столько же клеток, сколько у кошки, и меньше, чем у кролика (табл. 150). Таким образом, увеличение количества клеток в сосковидном теле представляет собой признак, характерный не для всех приматов, а только для человека. У разных представителей грызунов количество клеток в сосковидном теле весьма различно. У кролика оно ■ 1,6 раз больше, а у крысы в 2 раза меньше, чем у мартышки и кошки.

Плотность расположения клеток в медиальном ядре сосковидного тела у человека по сравнению с мартышкой, как и в других формациях, падает. Количество клеток ■ $0,01 \text{ мм}^3$ у человека в 2—4 раза меньше, чем у мартышки, кошки и кролика, и в 7—8 раз меньше, чем у крысы (табл. 151).

Сосковидное тело получает волокна из гиппокампа через свод (fornix), а из покрышки среднего мозга через ножку (pedunculus corporis mamillaris) и отдает волокна через главный пучок сосковидного тела (tractus principalis), который подразделяется на пучок Вик Д'Азира (fasciculus mamillo-thalamicus), направляющийся к переднему ядру зрительного бугра, и fasciculus mamillo-tegmentalis, направляющийся к покрышке среднего мозга.

Свод является главным афферентным путем сосковидных тел. Как показали подсчеты, количество волокон в нем необычайно возрастает у человека по сравнению со всеми животными, включая обезьян. Даже пирамидный путь, по развитию у человека ■ сравнении с обезьянами, уступает своду. В своде, в той его части, которая находится под мозолистым телом, у человека находится 2 700 000 волокон (Дайтц — Daitz, 1953 — импрегнационная методика), а у макака — всего 500 000 (Симпсон — Simpson, 1952 — импрегнационная методика).

Количество волокон в посткомиссуральной части свода, т. е. между передней спайкой и сосковидным телом, было подсчитано Пауэллом, Гиллери и Кауэном (1957 — импрегнационная методика). Они нашли в этой части свода у человека ■ 6 раз больше волокон, чем у мартышки. Но у мартышки, кошки и кролика находится в этой части в своде одинаковое количество волокон. Таким образом, об увеличении количества волокон в своде, как и об увеличении количества клеток в сосковидном

теле, можно утверждать, что оно характерно не для всех приматов, а только для человека.

У животных всех видов количество волокон в своде перед его вступлением в сосковидное тело уменьшается по сравнению с количеством волокон вблизи передней спайки. Между передней спайкой и сосковидным телом свод теряет от $\frac{1}{2}$ до $\frac{2}{3}$ своих волокон. Эти волокна входят в передний гипоталамус и, по-видимому, частично образуют прямой гиппокампо-таламический путь.

У человека в отличие от животных большая часть волокон свода входит в ядра сосковидного тела (табл. 152).

Соотношение между количеством гиппокампо-мамиллярных волокон и количеством клеток в медиальном ядре сосковидного тела изменяется от 1:2 у крысы до 1:1 у кролика, кошки и обезьяны и возрастает до 2:1 у человека (см. табл. 151).

Следовательно, у человека количество волокон, которые гиппокамп адресует к клеткам медиального ядра сосковидного тела, возрастает в два раза по сравнению с количеством клеток самого сосковидного тела. Этот факт свидетельствует о том, что у человека гиппокамп обладает более мощным аппаратом воздействия на межуточный мозг, чем гиппокамп животных.

Впрочем, следует иметь в виду, что не все волокна свода, вступающие в сосковидное тело, в нем заканчиваются.

У кролика от 7 до 11 тыс. волокон, т. е. около 10% волокон свода, вступающих в сосковидное тело, не заканчиваются у клеток сосковидных тел, а направляется дальше в покрывку среднего мозга и к ядрам варолиева моста (Гиллери, 1955).

О количестве волокон, вступающих у человека из свода в сосковидное тело, но не заканчивающихся в нем, сведений нет.

Кроме волокон свода, сосковидное тело получает волокна из *pedunculus corporis mamillaris*. У кошки в нем находится от 15 до 40 тыс. волокон и у кролика — от 50 до 55 тыс.

В литературе высказывалось предположение, что *pedunculus corporis mamillaris* заканчивается главным образом в латеральном ядре сосковидного тела (Пиил, 1954). Поскольку в латеральном ядре у кошки всего около 3000 клеток, а у кролика всего 2000 клеток, следует, что если указанное выше предположение справедливо, структура латерального ядра сосковидного тела глубоко отлична от структуры медиального ядра: в медиальном ядре одна клетка получает примерно одно волокно, а в латеральном — от 5 до 27 волокон.

Количество эфферентных волокон, направляющихся от клеток сосковидного тела через пучок Вик Д'Азира (*fasciculus mamillo-thalamicus*) к клеткам передней группы ядер зрительного бугра, составляет у человека 700 000. Количество волокон в этом пучке у человека, мартышки, кошки, кролика и крысы точно соответствует количеству афферентных волокон соско-

видного тела, поступающих к его клеткам из свода, по данным Гиллери (1955) и Пауэлла, Гиллери и Кауэна (1957) (табл. 150). Таким образом, вновь обнаруживается очень большой, даже по сравнению с формациями коры большого мозга, скачок от обезьяны к человеку. Между тем обезьяна по количеству волокон в пучке Вик Д'Азира находится на том же уровне, что и кошка и даже кролик.

Если теперь перейти к адресату пучка Вик Д'Азира — к клеткам передней группы ядер зрительного бугра, мы опять встречаемся с теми же соотношениями, а именно у кролика, кошки и обезьяны количество клеток в этих ядрах равно 130 000—150 000, а у человека возрастает в 5 раз и достигает 700 000 (табл. 153 и 154).

У всех исследованных видов животных количество клеток в передней группе ядер зрительного бугра в 1,5 раза больше, чем в медиальном ядре сосковидного тела.

Итак, у человека и столь разных животных, как обезьяна, кошка, кролик и крыса, установились совершенно определенные соотношения между количеством нейронов по всей цепи, протягивающейся от гиппокампа к медиальному ядру сосковидного тела, от этого ядра к переднему ядру зрительного бугра, а от переднего ядра к коре лобной доли. Возникновение таких соотношений можно объяснить прочным закреплением пути следования нервных импульсов, которые обязательно следуют по всем звеньям строго определенной цепи, если только импульсы попали на вход к ней. Сантоготтаи полагает, что наряду с системами, в которых импульсы, попадая на один и тот же вход, могут дальше проходить по разным направлениям, существуют и такие системы, в которых путь следования нервного импульса строго закреплен. О выдающемся значении, которое может иметь для высшей нервной деятельности прочно закрепленный путь, можно судить по тому, что описанные в этой главе структуры, составляющие такой путь (от старой коры через гипоталамус и таламус к новой коре), выросли у человека по сравнению с обезьяной больше, чем другие весьма сложно дифференцированные и новые в филогенезе структуры.

§ 1. ВЕС, ОБЪЕМ. Т.
И ПОВЕ

ВЕС, ОБЪЕМ И ЛИ

Человек. Объем мозжечка
в среднем 162 мм³.

Вес мозжечка взрослого

До Эллису (Ellis, 1920—19

мозга, а у идиотов — от

образом, относительный

ширине материалы по

у человека (см. таб

выводам.

мозжечка у новоро

быстро вскоре пос

равняется к 2 годам (см

взрослого (10,6%)

мозжечка ниже

отношение веса

Этот

существоют очен

и мозжеч

не совпадают по

Галла о связи

лет вес моз

происходит у муж

(см. табл. 157).

Глава VIII

МОЗЖЕЧОК

§ 1. ВЕС, ОБЪЕМ, ЛИНЕЙНЫЕ РАЗМЕРЫ И ПОВЕРХНОСТЬ

ВЕС, ОБЪЕМ И ЛИНЕЙНЫЕ РАЗМЕРЫ

Человек. Объем мозжечка по данным Фирордта (1906) равен в среднем 162 мм^3 .

Вес мозжечка взрослого человека колеблется от 136 до 169 г.

По Эллису (Ellis, 1920—1921) у 19 выдающихся людей вес мозжечка равнялся от 8,6 до 12,4, в среднем 10,63% веса головного мозга, а у идиотов — от 8,3 до 13,3, в среднем 10,77%. Таким образом, относительный вес мозжечка нельзя связать с одаренностью.

Обширные материалы по возрастным изменениям веса мозжечка у человека (см. табл. 119, 120 и 155—157) приводят к следующим выводам.

Вес мозжечка у новорожденного составляет всего 5—6% веса головного мозга, а у взрослого — 11,0%. Мозжечок растет особенно быстро вскоре после рождения, быстрый темп роста заканчивается к 2 годам (см. табл. 156). К концу 2-го года относительный вес мозжечка уже достигает величины, характерной для взрослого (10,6%). У женщины всех возрастов абсолютный вес мозжечка ниже, чем у мужчины, но относительный вес, т. е. отношение веса мозжечка к весу головного мозга у мальчиков и девочек в каждом возрасте поразительно совпадает (см. табл. 156). Этот факт указывает на то, что в каждом возрасте существуют очень стойкие соотношения между весом головного мозга и мозжечка независимо от пола и, поскольку развитие и инволюция половых функций у мужчин и женщин по срокам не совпадают, находятся в противоречии с предположением Галля о связи мозжечка с половой деятельностью.

После 50 лет вес мозжечка уменьшается, причем это изменение происходит у мужчин и женщин более или менее одинаково (см. табл. 157).

Поперечный диаметр мозжечка взрослого человека равен 11,5 см, сагиттальный в средней части 3—4 см и в боковых частях — 5—6 см (Е. П. Кононова). К старости размеры мозжечка уменьшаются, главным образом длина полушарий, и совсем незначительно — их ширина (табл. 158).

Как в группе молодых, так и в группе пожилых женщин размеры мозжечка более симметричны, чем у мужчин: у 195 мужчин правое полушарие было длиннее левого в 55,89% наблюдений, а левое больше правого в 22,50%. У 167 женщин правое полушарие было больше в 38,92%, а левое — в 37,72% наблюдений (А. А. Юргутис, 1955).

Средняя мозжечковая ножка, как было указано в главе VII, увеличивается главным образом во второй половине внутриутробного периода и у детей до 2 лет. Нижняя мозжечковая ножка растет наиболее интенсивно до 1 года. Ее ширина у плода 5 месяцев равна 0,9 мм, а толщина 0,7 мм, а у ребенка 1 года соответственно — 3,8 и 2,3 мм. Увеличение размеров нижней ножки мозжечка продолжается до 40 лет, когда ее ширина достигает 5,3—5,8 мм и толщина — 3,4—3,5 мм. В возрасте от 40 до 60 лет размеры нижней ножки остаются стабильными, а после 60 лет уменьшаются (Гун цзин-чжун, 1960).

Грызуны. Сведения о размерах мозжечка у представителей 29 видов грызунов, живущих на деревьях, на скалах, в земляных норах или в воде (бобры), имеются в монографии Пиллери (Pilleri, 1959). Длина мозжечка колеблется от 37 до 66% длины больших полушарий, а ширина его (вместе с *paraflocculus*) — от 59 до 98% ширины большого мозга. При макроскопическом изучении мозжечка можно было установить характерные для разных видов особенности его строения (табл. 159). Однако найти какую-либо связь между развитием разных отделов мозжечка и особенностями жизни животных не удалось. Длина мозжечка составляла у беличьих *Sciuromorpha* (13 видов) от 44 до 63% длины большого мозга, а у *Histicomorpha* (19 видов) — от 37 до 66%, ширина мозжечка у *Sciuromorpha* — от 79 до 98%, а у *Histicomorpha* — от 59 до 89%.

Вес мозжечка у самок кроликов немного выше, чем у самцов. Вес мозжечка составил у 50 самцов в среднем 1,381 г, квадратическое отклонение — 0,089, коэффициент вариации — 6,48%, у 50 самок в среднем — 1,437 г, квадратическое отклонение — 0,122 г, коэффициент вариации — 8,49%. У самок вес мозжечка составил 15,37% веса головного мозга, у самцов — 15,13% (Латимер, 1955).

У 100 морских свинок вес мозжечка в среднем был равен 0,5319 г, квадратическое отклонение — 0,050 г, коэффициент вариации — 9,36%, при этом он составлял в среднем 13,26% веса головного мозга (квадратическое отклонение — 0,77% и коэффициент вариации — 5,7%; Латимер, 1950).

Вес мозжечка у белой крысы равен 0,275 г, что составляет 14,2% веса головного мозга по данным Инукаи (Inukai, 1928).

Рыбы. Т. Н. Куренкова (1960) определила объем мозжечка путем измерения его длины, ширины и высоты у 14 видов и установила, что объем мозжечка в процентах к объему головного мозга наиболее высок у тех рыб, которые обнаруживают сильную локомоторную активность: активные хищники, пелагические рыбы, например треска (15,1%), навага (15,2%) ставрида (14,3%).

Напротив, объем мозжечка относительно мал у рыб мало-подвижных, например у морского дракона, зарывающегося в грунт (5,2%), или пинагора, прикрепляющегося с помощью присосок к подводным камням (6,6%) (табл. 160).

На значительное развитие мозжечка у быстроплавающих активных хищников из пелагических рыб еще раньше указывали Е. Н. Павловский и М. М. Курепина (1953).

ПОВЕРХНОСТЬ

Человек. Поверхность всей коры мозжечка у человека по данным разных авторов равна от 50 000 до 120 000 мм².

По данным Крейцфукса (1902) поверхность коры мозжечка у человека равна 84 264 мм², из них на свободной поверхности извилин находится 16 344 мм² и в глубине борозд — 67 920 мм², интрасулькальный компонент равен 80,6% (Крейцфукс, 1902).

Размер поверхности коры различных отделов мозжечка представлен в табл. 161.

По Лойда (Lojda, 1955) поверхность половины мозжечка у 3 душевно здоровых в возрасте от 19 до 60 лет колебалась от 49 049 до 59 589 мм². В глубине борозд находилось 85,5% поверхности. В среднем на lobulus rostralis падало 15% поверхности, на lobulus simplex — 18%, lobulus complicatus — 64%, lobulus caudatus — 2%, pars flocculonodularis — 1%. По величине поверхности разницы между правой и левой половиной мозжечка не было обнаружено.

По Брейтенбергу и Этвуду (Breitenberg, Atwood, 1958) поверхность обоих полушарий мозжечка человека равна 50 000 мм².

Макак. Данные о поверхности мозжечка у макаков мы не встретили. По нашим данным, площадь слоя клеток Пуркинье в обоих полушариях и черве равна около 4000 мм². Следовательно, площадь поверхности коры не намного больше этой величины.

У человека в первом приближении за среднюю величину поверхности мозжечка можно принять 85 000 мм², поверхность больших полушарий составляет 160 000 мм², а у макака поверхность мозжечка составляет около 4000 мм² и поверхность боль-

ших полушарий — около 14000 мм^2 . Таким образом, у человека по сравнению с обезьяной увеличивается поверхность мозжечка больше, чем поверхность больших полушарий. У человека поверхность мозжечка составляет около 50% поверхности больших полушарий, а у обезьяны — всего 28%.

Белая крыса. У белой крысы поверхность всей коры мозжечка равна 544 мм^2 , из них на свободной поверхности извилин находится 243 мм^2 и в глубине борозд — 301 мм^2 , интрасулькальный компонент равен 53,3% (Инукаи, 1928).

§ 2. ЯДРА МОЗЖЕЧКА

Человек. Размеры ядер мозжечка у взрослого человека приведены у Якоба (Jacob, 1928) и Е. П. Кононовой (1955).

После зубчатого ядра наиболее крупным ядром является пробковидное, затем ядро крыши и последнее место по размеру занимает шаровидное ядро (табл. 162). Средние размеры зубчатого ядра правого и левого полушарий мозжечка в 68 случаях у людей в возрасте от 18 до 80 лет представил О. А. Гавашели (1960). Линейные размеры зубчатого ядра, особенно его поперечный диаметр, после 70 лет уменьшаются. Как указывает автор, в 59 из 68 случаев левое зубчатое ядро было больше правого, однако, как видно из табл. 163, в среднем разница между правым и левым зубчатым ядром невелика.

Объем серого вещества зубчатого ядра у взрослого по данным измерений у 27 человек колеблется от 74 до 212 мм^3 и в среднем составляет 155 мм^3 (Хепкер — Нörker, 1951). Дарон (Daron, 1960) нашел объем у трех человек равным 124 мм^3 , 190 и около 230 мм^3 .

Толщина пластинок зубчатого ядра колеблется от 0,3 до 0,5 мм (Янсен и Бродал — Jansen, Brodal, 1958).

Исследование возрастных изменений в зубчатом ядре у людей в возрасте от 6 до 99 лет привело Хепкера (1951) к следующим выводам (табл. 164).

Объем обоих зубчатых ядер, правого и левого, колеблется в возрасте от 6 до 70 лет от 320 до 420 мм^3 , и после 70 лет — в большинстве случаев от 200 до 300 мм^3 . Таким образом, у стариков зубчатое ядро сморщивается на 30%.

Объем правого и левого зубчатых ядер в каждом случае довольно близок, разница не превышает 10%.

В зубчатом ядре имеются два типа клеток: крупные, длиной 30—40 мк, и мелкие, наибольший диаметр которых равен 20—25 мк. Количество крупных клеток (подсчитанных по ядрышкам на срезах толщиной 20 мк) в $0,01 \text{ мм}^3$ оказалось в среднем равным 23,6 в дорсальном отделе ядра и в вентральном — 28,5. После 70 лет густота расположения клеток увеличивается примерно на 30%.

Общее количество клеток в обоих зубчатых ядрах Хепкер подсчитал, исходя из объема и густоты расположения клеток в дорсальном и вентральном отделе зубчатых ядер. Он указывает, что количество крупных клеток в обоих ядрах равно от 7 до 10 млн. К крупным клеткам надо прибавить еще 46% мелких клеток. Таким образом, по Хепкеру всего в обоих зубчатых ядрах находится от 8 до 14 млн. нервных клеток. Здесь, так же как и в приведенной ниже таблице из работы Хепкера, он, очевидно, при подсчете абсолютного количества клеток в зубчатых ядрах ошибся в 10 раз. Общее количество крупных клеток в обоих зубчатых ядрах, если правильно приведены объем ядра и густота расположения клеток в них, равно не 7—10 млн., а от 700 000 до 1 000 000. Густоту расположения клеток Хепкер, судя по нашим собственным подсчетам, указал правильно: в зубчатом ядре на нашем материале оказалось в одном наблюдении около 53 мелких и крупных клеток в $0,01 \text{ мм}^3$.

Объем зубчатого ядра Хепкер также, по-видимому, указал правильно, поскольку Сольницкий (1945) и Дарон (1960) нашли сходный объем. Следовательно, общее количество клеток в каждом зубчатом ядре равно от 400 000 до 700 000, из них крупных клеток от 350 000 до 500 000.

В противоречии с данными Хепкера, по данным Крискюнай-те-Гленскене (1961), при исследовании густоты расположения крупных ганглиозных клеток в вентролатеральной части зубчатого ядра у 43 людей в возрасте от 2 недель до 66 лет оказалось, что эти клетки после 50 лет, особенно у лиц, страдавших атеросклерозом, располагаются менее плотно, чем у более молодых людей.

Обезьяны. Шимпанзе. Сагиттальный диаметр зубчатого ядра составляет — 10,7 мм, вертикальный — 7,2 мм, поперечный — 8,3 мм.

Объем серого вещества зубчатого ядра равен $84,76 \text{ мм}^3$. Толщина пластинок зубчатого ядра колеблется от 0,11 до 0,20 мм и составляет в среднем 0,16 мм (Дарон, 1960).

Таким образом, длина ядра у шимпанзе почти в два раза меньше, чем у человека, а ширина и высота одинаковы. Объем серого вещества зубчатого ядра у шимпанзе близок к нижнему пределу колебания объема ядра у человека.

Обезьяны промежуточной и низшей группы. Поперечный диаметр ядер мозжечка составляет у гиббона, макака и паукообразной обезьяны 40% поперечного диаметра мозжечка, а у игрунки — 60%. У всех четырех перечисленных выше видов объем ядер мозжечка составляет от 1,0 до 1,8% объема полушарий мозжечка. При этом объем латерального ядра составляет у них от 37 до 58% объема всего комплекса мозжечковых ядер, объем медиального ядра — от 6 до 19%, объем переднего промежуточного ядра — от 15 до 23% и объем

заднего промежуточного — от 14 до 20% (Тамагаки, 1959). По данным С. М. Блинкова, в одном зубчатом ядре у макака содержалось 41400 клеток.

Объем зубчатого ядра ■ ряду приматов, по данным Сольницкого (1945), возрастает от 2 мм³ у полуобезьян до 10—50 мм³ у низших обезьян, 93 мм³ у шимпанзе и 230 мм³ у человека (табл. 165). У галаго и потто все 4 мозжечковых ядра имеют одинаковые размеры. Относительный объем зубчатого ядра в процентах к объему всех четырех ядер равен у лемура 26,38%, а у человека — 75,7%. У всех приматов хорошо различаются все 4 мозжечковых ядра, и поэтому Сольницкий возражает тем авторам, которые обозначают у обезьян и полуобезьян *nn. emboliformis et globosus* как *n. interpositus*.

§ 3. КОРА МОЗЖЕЧКА

ШИРИНА СЛОЕВ

Ширина молекулярного слоя мозжечка у человека равна около 300 мк. Она значительно увеличивается в течение первого года после рождения (табл. 166), а после 30 лет уменьшается. По данным Эллиса (1920—1921) ширина слоя у мужчины 30 лет колебалась от 250 до 350 мк и составила в среднем 313 мк, у женщины 45 лет — колебалась от 200 до 313 мк, в среднем 263 мк, а у женщины 104 лет — колебалась от 188 до 250 мк и в среднем была равна 225 мк.

По данным Фриде (1955), ширина молекулярного слоя у человека и животных одинакова на вершинах извилин, на стенках и на дне борозд, между тем как ширина зернистого слоя резко увеличивается на вершинах извилин ■ столь же резко уменьшается на дне борозд. В результате соотношение между объемом молекулярного и зернистого слоев на участках коры, имеющих совершенно различную кривизну поверхности, изменяется очень мало: если принять соотношение между объемом слоев на стенках борозд за 100%, то это соотношение опустится до 95% на дне борозд и поднимется на вершине только до 108%. Между тем, если бы ширина зернистого слоя не увеличивалась на дне борозд и не уменьшалась бы на вершине, соотношение между объемом молекулярного и зернистого слоя опускалось бы на дне борозд до 38% и поднималось бы на вершине извилин до 160% от соотношения между объемом слоев на стенке борозды, принятого за 100%.

По данным того же автора, ширина молекулярного слоя у человека равна 398 мк. Молекулярный слой, который он измерял на срезах червя, перпендикулярных оси извилин, наиболее широк у лошади, коровы, кошки, человека, овцы, лося, свиньи, собаки и оленя (от 416 до 364 мк), он меньше у макака, льва и кролика (от 328 до 292 мк), еще меньше у ля-

гушки, попугая, песчанки, канарейки и крысы (от 240 до 199 мк), а у мыши составляет 156 мк (табл. 167).

Соотношение между площадью молекулярного и зернистого слоев на микроскопических срезах отличается большим постоянством у разных видов, хотя оно немного уменьшается у мелких животных. Это соотношение колеблется от 1,30 до 1,64 у перечисленных выше животных, за исключением мыши и лягушки. Как полагает Фриде, соотношение между площадью молекулярного и зернистого слоев представляет параметр постоянный и биологически важный. Даже небольшое изменение этого соотношения у человека представляет собой патологическое явление и является тонким индикатором наличия отека мозга.

КОЛИЧЕСТВО КЛЕТОК

Общее количество нейронов в зернистом слое мозжечка у человека, возможно, доходит до 100 миллиардов, т. е. превышает количество клеток во всей коре большого мозга (табл. 168). Общее количество клеток в молекулярном слое в 19 раз меньше, чем в зернистом слое.

Общее количество клеток Пуркинье у человека (от 15 до 26 млн.) в 8—14 раз больше, чем у макака. Между тем количество клеток в зубчатом ядре у человека в 20 раз больше, чем у макака.

Получается, казалось бы, парадоксальный факт: в сравнительноанатомическом ряду количество клеток в подкорковом образовании мозжечка увеличивается больше, чем в корковом. Но этот факт согласуется с тем, что наружное подкорковое ядро мозжечка только у приматов получает свою характерную форму зигзагообразно изогнутой «зубчатой» пластинки и даже само название «зубчатого ядра», между тем как типичное трехслойное строение коры мозжечка имеется уже у более низкоорганизованных животных.

Величина поверхности коры мозжечка у человека в 155 раз больше, а количество клеток Пуркинье лишь в 26 раз больше, чем у крысы (Инукаи, 1928), потому что плотность расположения клеток Пуркинье, как и плотность расположения клеток в других формациях центральной нервной системы, у человека ниже, чем у животных. Однако, по-видимому, зернистый слой коры мозжечка в этом отношении представляет исключение, поскольку у человека, по данным Брейтенберга и Атвуда, в этом слое количество клеток в 1 мм^3 может достигать до 7 млн., а у макака по результатам исследователей, работавших независимо друг от друга, — не превышает 2,5 млн. (табл. 168). По данным Брейтенберга и Атвуда, у человека на одну клетку Пуркинье приходится от 3 до 7 тыс. клеток зернистого слоя, а у макака, по Фоксу и Борнаду (1957), всего 960 клеток.

Плотность расположения клеток Пуркинье резко изменяется в зависимости от кривизны извилины: на выпуклой части извилин в 1 мм^2 находится 413 клеток, а в глубине борозд 226 (так как клетки Пуркинье образуют слой шириной в одну клетку, плотность их расположения определяют не в единице объема, а на единицу площади слоя).

Густота расположения клеток Пуркинье у мужчин на 10—16% больше, чем у женщин (Эллис, 1920), между тем как по Инукаи она у мужчин и женщин одинакова. Однако общее количество клеток Пуркинье по Инукаи у мужчин больше, так как у них мозжечок больше, чем у женщин.

Количество и плотность расположения клеток Пуркинье у человека уменьшается с возрастом.

Лойда (1955) в одной половине мозжечка у девушки 19 лет, умершей от отравления, нашел 12125676 клеток Пуркинье, у пожилой женщины, умершей от тяжелой травмы, оказалось в левой половине 13387919 и в правой — 12984959 клеток, у мужчины 60 лет, умершего от отравления, — в левой половине 8674156 и в правой — 9471449 клеток. У больного 38 лет, страдавшего паралитической деменцией, в одной половине мозжечка оказалось 8300411 клеток. Автор, помимо уменьшения количества клеток Пуркинье в старости, предполагает, что они больше страдают при различных патологических процессах.

По Эллису (1920/21) плотность расположения клеток Пуркинье у человека после 50 лет уменьшается на 15—20% (табл. 169). Уменьшение у стариков числа клеток Пуркинье и ширины молекулярного слоя, в котором разветвляются дендриты этих клеток, автор ставит в связь с уменьшением силы и ловкости движений. Он нашел, что в правом полушарии мозжечка, связанном с правой половиной тела, молекулярный слой коры несколько шире, чем в левом полушарии, и что в нем с возрастом количество клеток Пуркинье уменьшается больше, чем в левом полушарии. Эти факты Эллис ставит в связь с более высокой дифференцировкой мускулатуры правой половины тела по сравнению с левой.

У крыс с возрастом количество и густота расположения клеток Пуркинье также уменьшаются (табл. 170 и 172). У крыс, так же как и у человека, у особей женского пола происходит более значительное уменьшение количества клеток Пуркинье, чем у особей мужского пола (табл. 171) (Инукаи).

РАЗМЕРЫ КЛЕТОК

Размер клеток Пуркинье по Фриде (1963) находится в логарифмической зависимости от размеров тела. Однако в связи с расхождениями между количественными определениями у разных авторов (табл. 167 и 168) этот вопрос нуждается

в дальнейшем исследовании. В самом деле, диаметр клеток Пуркинье у человека по Фриде равен 27 мк, а по Брейтенбергу и Атвуду — 40—42 мк, диаметр клеток у крысы по Фриде равен 16 мк, а по Инукаи доходит до 24 мк. По нашим собственным наблюдениям, в мозжечке человека диаметр клеток Пуркинье даже больше, чем указанный Брейтенбергом и Этвудом, хотя мы пользовались целлоидиновой техникой, при которой ткань сморщивается больше, чем на замороженных срезах, с которыми работал Фриде. По-видимому, следует при сравнении размеров клеток Пуркинье принимать во внимание влияние возраста человека и животных. У ребенка размеры клеток Пуркинье увеличиваются до 12 лет. Увеличение размера клеток Пуркинье с возрастом отчетливо видно у крысят (табл. 173). К старости размеры клеток у крысы уменьшаются (табл. 174).

Диаметр клеток зерен (зернистого слоя коры мозжечка), так же как и размеры клеток Пуркинье по Фриде (1963), зависит от величины тела. Однако колебание диаметра клеток зерен у разных животных весьма невелико: от 4 мк у канарейки до 7 мк у лошади.

Как показали исследования Чанса и др. (Chance a. oth, 1956), клетки молекулярного слоя весьма реактивны. Авторы нашли в норме у мыши площадь ядер клеток молекулярного слоя равной $26,95 \text{ мк}^2$, S (квадратичное отклонение) — $6,74 \text{ мк}^2$. После наркотизации животного площадь ядер уменьшилась до $22,74 \text{ мк}^2$ (S — $5,66 \text{ мк}^2$), а после судорог, вызванных пикротоксином или метразолом, — до $17,28 \text{ мк}^2$ (S — $3,70 \text{ мк}^2$) и $17,52 \text{ мк}^2$ (S — $11,58 \text{ мк}^2$). После бега площадь ядер увеличивалась до $35,04 \text{ мк}^2$ (S — $9,04 \text{ мк}^2$), и после плавания до истощения площадь ядер увеличивалась до $39,51 \text{ мк}^2$ (S — $12,59 \text{ мк}^2$).

ОТРОСТКИ И СИНАПТИЧЕСКИЙ АППАРАТ

Длине аксонов клеток Пуркинье, о которой можно судить по радиусу червя, соответствует количество глиальных клеток Бергмана, приходящихся на 1 клетку Пуркинье (см. табл. 167). Диаметр волокон, берущих начало в клетках Пуркинье, колеблется от 2 до 7 мк; 40% волокон имеют диаметр, равный 4 мк, и 39% — диаметр, равный 5 мк, по данным Сентаготаи (Szentágothai-Schimert, 1941).

Дендриты клеток Пуркинье, как известно, разветвляются в молекулярном слое в плоскости, перпендикулярной оси извилин. Здесь на них заканчиваются аксоны клеток зерен, которые обозначаются как параллельные волокна, потому что проходят параллельно оси извилин. Дендриты одной клетки у человека разветвляются на выпуклой части извилин в объеме молекулярного слоя равном $350 \times 350 \times 35 \text{ мк}$, а на вогнутой части — $300 \times 500 \times 35 \text{ мк}$.

Длина параллельных волокон в молекулярном слое достигает 350 мк, диаметр волокон равен 0,2—0,5 мк (Брейтенберг и Атвуд).

Синаптические связи клеток Пуркинье были изучены у макака (Фокс и Барнар, 1957). Площадь поверхности одной клетки Пуркинье вместе с шипиками составляет около 222 000 мк². На разветвлениях дендритов одной клетки Пуркинье находится 61 000 синаптических образований (шипиков). Через область разветвления дендритов одной клетки Пуркинье проходит от 208 000 до 278 000 параллельных волокон, являющихся отростками клеток слоя зерен.

Длина параллельных волокон в молекулярном слое мозжечка колеблется от 1 до 3 мм; волокна диаметром 0,2 мк имеют длину, равную 1 мм, а волокна диаметром 1 мк — 3 мм. Таким образом, диаметр и длина параллельных волокон у макака, по данным Фокса и Барнарда, больше, чем у человека по данным Брейтенберга и Атвуда. Одно параллельное волокно длиной 3 мм может передавать импульс 460 клеткам Пуркинье.

Тонкое строение зернистого слоя коры мозжечка у человека было исследовано посредством электронного микроскопа на материале 5 биопсий, произведенных во время операции по поводу опухоли задней черепной ямки. Клетки зернистого слоя расположены неравномерно плотно. Между скоплениями клеток видны комплексные синаптические образования — гломерулы. Ядра клеток зерен имеют округлую форму и диаметр, равный 5 мк. Встречаются также клетки с более мелким ядром. Ядрышко у клеток зерен отсутствует. Цитоплазма этих клеток представляет собой обод толщиной не более 0,5 мк, в котором содержатся рибонуклеопротеиновые частицы и включения липофусцина.

Гломерулы представляют собой сложные аксодендритические синаптические образования. Аксосоматические контакты в зернистом слое не были обнаружены, но были обнаружены контакты между самими телами зернистых клеток, находящимися друг от друга на расстоянии всего около 150 Å (Даль и др. — Dahl. a. oth., 1962).

Строение коры мозжечка у крыс с помощью электронного микроскопа изучал Грэй (1961). Клетки зернистого слоя расположены друг от друга на расстоянии 200 Å. Они имеют ядро диаметром 5 мк, а ширина ободка цитоплазмы равна всего от 200—300 Å до 0,3 мк.

Кахал в 1911 г. описал особые утолщения в оболочке клеток Пуркинье, которые видны под световым микроскопом на импрегнированных серебром препаратах. Гранит и Филлипс в 1956 г. этими утолщениями объясняли затруднения, встречающиеся при введении микроэлектродов в клетку Пуркинье. Однако под

электронным микроскопом
оболочка шириной
в апикальных дендритах
(Грэй, 1961). На тонких
корзинчатых клетках
ские окончания (полюс
жечка) и обратные
У зернистых клеток
Мшистые волокна
вающиеся в зернистом
шие пресинаптические
до 5 мк, которые с
диаметром ~ 500 Å
рофибриллы. Иногда
диаметром до 2000 Å
600—800 Å, окружающие
зырьков диаметром
не известно о функциях
чаются не только в коре
а также в спинном мозге

§ 4. КОЛИЧЕСТВО

Несмотря на сложность
ментальные исследования
тельности далеко не
пути компенсации
различных отделов
полное недоразвитие
обнаруживается к
кие расстройства
в конечностях по
и животных обычн
с тем особенност
от всех других о
влияют предполага
отличается непов
ных отличаются м
чественным показ
Сравнительно
мозга) обнаружен
активностью в
(6,6%). Этот фак
клиники участие м
но говорит, вероят
не столько в мы

электронным микроскопом у клеток Пуркинье видна только оболочка шириной 60—80 Å. Диаметр трубок, содержащихся в апикальных дендритах и его разветвлениях, равен 200 Å (Грэй, 1961). На телах клеток Пуркинье заканчиваются аксоны корзинчатых клеток, а на дендритах расположены синаптические окончания ползучих волокон (афферентные волокна мозжечка) и обратных коллатералей аксонов клеток Пуркинье.

У зернистых клеток аксосоматические синапсы отсутствуют. Мшистые волокна (афферентные волокна мозжечка, заканчивающиеся в зернистом слое коры) входят в гломерулы (большие пресинаптические комплексные образования) диаметром до 5 мк, которые содержат множество синаптических пузырьков диаметром ~500 Å, многочисленные митохондрии и иногда нейрофибриллы. Иногда в гломерулах видны крупные пузырьки диаметром до 2000 Å. Они имеют центральную зону диаметром 600—800 Å, окруженную оболочкой тесно расположенных пузырьков диаметром 150—200 Å. До настоящего времени ничего не известно о функции таких сложных пузырьков. Они встречаются не только в коре мозжечка, но и в коре большого мозга, а также в спинном мозгу.

§ 4. КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ СТРУКТУРЫ И ФУНКЦИЯ МОЗЖЕЧКА

Несмотря на обширные клинико-анатомические и экспериментальные исследования, значение мозжечка для нервной деятельности далеко еще не выяснено, так же как и не раскрыты пути компенсации расстройств, происходящих при поражении различных отделов мозжечка. Агенезия, т. е. полное или почти полное недоразвитие мозжечка, совместима с жизнью и иногда обнаруживается как случайная находка на вскрытии. Глубокие расстройства статики, походки и координации движений в конечностях после очаговых поражений мозжечка у человека и животных обычно с течением времени сглаживаются. Вместе с тем особенности структуры мозжечка, которые отличают его от всех других отделов центральной нервной системы, заставляют предполагать, что по своей функции мозжечок также отличается неповторимым своеобразием. Разные виды животных отличаются между собой по строению мозжечка, по количественным показателям его развития.

Сравнительно большой объем (15% от объема головного мозга) обнаружен у рыб, отличающихся сильной двигательной активностью в противоположность рыбам малоподвижным (6,6%). Этот факт не только подтверждает известное уже из клиники участие мозжечка в регуляции мышечной деятельности, но говорит, вероятно, и о том, что мозжечок принимает участие не столько в мышечной деятельности, служащей удержанию

позы, сколько в собственно двигательной функции мышц. Обширные исследования, которые позволили сопоставить размеры мозжечка у грызунов, живущих на деревьях, на скалах, в земляных норах или в воде, к сожалению, не позволили глубже проникнуть в значение этого органа.

Рост веса и размеров мозжечка у человека, по совпадающим между собой данным различных исследователей, заканчивается к 2 годам. При этом мозжечок после рождения прибавляет в весе относительно больше, чем большой мозг. Этому соответствует и тот факт, что у человека по сравнению с обезьяной поверхность коры мозжечка увеличивается больше, чем поверхность коры большого мозга. Отсюда следует, что мозжечок имеет для нервной деятельности человека весьма существенное значение.

После 50—60 лет у человека наступает некоторая атрофия мозжечка, проявляющаяся как в уменьшении размеров и веса органа в целом, так и в уменьшении количества клеточных элементов, что связывают с ослаблением силы и ловкости движений в старости.

Асимметрии мозжечка по весу или размерам в смысле доминантности одного из полушарий не обнаружено. Однако имеются данные, по которым молекулярный слой в правом полушарии мозжечка шире, чем в левом. Поскольку в молекулярном слое происходят наиболее сложные переключения импульсов, можно сделать вывод о более высокой дифференцировке правого полушария мозжечка по сравнению с левым полушарием и, следовательно, рассматривать правое полушарие мозжечка, связанное с левым полушарием большого мозга и правой половиной тела, как доминантное.

Половых различий по весу мозжечка относительно веса головного мозга не обнаружено ни у человека, ни у животных, и поэтому высказывавшееся некоторыми исследователями предположение о связи мозжечка с половой деятельностью мало вероятно.

Ядра мозжечка у приматов развиты совершенно иначе, чем у субприматов, у них появляется характерный слой клеток, составляющих зубчатое ядро. При этом количество клеток в зубчатом ядре у человека по сравнению с макаком увеличивается даже больше, чем количество клеток в коре мозжечка.

Объем зубчатого ядра у человека колеблется в широких пределах — от 74 до 212 мм³, по данным одного автора, который обследовал 27 мозжечков; и от 124 до 230 мм³, по данным другого автора, который обследовал 3 мозжечка. Густота расположения клеток в зубчатом ядре у человека колеблется от 1568 до 3930 в 1 мм³ и, примерно, столь же колеблется и общее количество клеток в зубчатом ядре у человека. Соответствуют ли

этим колебаниям какие-либо индивидуальные особенности или одаренность в какой-либо области — неизвестно.

Густота расположения клеток Пуркинье — этого единственного эффекторного аппарата коры мозжечка — у человека по сравнению с животными уменьшается (1014 клеток в 1 мм^2 слоя клеток Пуркинье у крыс, 500 клеток у макака, 300 клеток у человека), что указывает на преимущественное значение межклеточных элементов для функций мозжечка человека.

Клетки зерна представляют исключение среди всех других нейронов центральной нервной системы: они расположены во много раз гуще, чем нейроны других ядер и корковых полей, и, кроме того, плотность их расположения у человека увеличивается по сравнению с животными.

Значение клеток зерен определяется тем, что они передают афферентные импульсы дендритам клеток Пуркинье. Дендриты клеток Пуркинье, каждая из которых снабжена десятками тысяч воспринимающих аппаратов, ветвятся в том же слое, в котором распространяются аксоны миллиардов клеток зерен. Этим создается возможность большого количества (сотен тысяч) одновременных воздействий на одну клетку Пуркинье.

Дендриты клеток Пуркинье разветвляются в молекулярном слое в плоскости, перпендикулярной направлению аксонов клеток зерен. Поэтому в коре на вершинах извилин, а также на стенках и на дне борозд сохраняются одинаковые условия для контакта между аксонами клеток зерен и дендритами клеток Пуркинье (Фриде, 1955).

Строение всех нервных элементов клеток зерен, клеток Пуркинье и даже самих извилин приспособлено к тому, чтобы сохранился один и тот же определенный порядок и расположение синаптической системы в молекулярном слое на всем протяжении коры мозжечка. Одинаковая ширина молекулярного слоя при изменении ширины слоя зерен на вершине извилин и на дне борозд приводит к тому, что плотность аксональных разветвлений одинакова во всех отделах коры и нигде не образуются (или почти не образуются) ни перекрытия дендритных разветвлений, ни мертвые (свободные от них) пространства. Во всех отделах коры конструкция синаптического аппарата, построенного из миллиардов нервных элементов, также остается одинаковой. Вместе с тем исследования проводящих путей указывают на то, что афферентные волокна мозжечка от различных ядер спинного мозга, продолговатого мозга, варолиева моста (а через посредство варолиева моста — от разных областей коры большого мозга), а также от периферических рецепторных аппаратов черепномозговых нервов заканчиваются в различных участках коры мозжечка. Следовательно, различные отделы мозжечка неравнозначны по своей структуре и функциям.

Морфологическая основа локализации, т. е. дифференциации функций в коре большого мозга, заключается в том, что разные отделы коры отличаются между собой как по клеточной структуре (citoархитектонике), так и по своим проекционным, ассоциативным и комиссуральным связям. В отличие от коры большого мозга citoархитектоника коры мозжечка во всех его отделах одинакова. Поэтому локализацию функции в коре мозжечка, которая доказана клинико-анатомическими сопоставлениями и экспериментами на животных, можно объяснить только тем, что разные отделы коры мозжечка отличаются между собой по своим проводящим путям. Исследование проводящих путей мозжечка является на сегодня далеко еще не решенной и главной проблемой в учении о структуре и функции мозжечка.

БАЗАЛЬНЫЕ УЗЛЫ И

§ 1. БАЗАЛЬНЫЕ УЗЛЫ

БАЗАЛЬНЫЕ

Объем всего полосатого ядра, у взрослого Карпентер — Hartman, Са Bonin, Shariff, 1951; Юнгк объема полушария. Объем ванных автором примерно и в 2 раза больше бледно 4—5 см³, скорлупы — 5— Юнгкласс с помощью тома разделял полушар планиметром проекции б процентах к объему пол того тела в целом одинаков в правом и лев шара превышает объе лишь на 4,1% и у же хвостатого тела состав рия, объем скорлупы 0,24±0,35% и объем автор при болезни Пи тела в размерах, превы шария, а в 3 случаях был ниже, чем у люде стемы, причем различ тическое отклонение. Результаты исследования мозга 18 полушариях мозга тела оказался больше (помимо объема подкор и ллина)

Глава IX

БАЗАЛЬНЫЕ УЗЛЫ И СПАЙКИ ПЕРЕДНЕГО МОЗГА

§ 1. БАЗАЛЬНЫЕ УЗЛЫ У ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

БАЗАЛЬНЫЕ УЗЛЫ У ЧЕЛОВЕКА

Объем всего полосатого тела, т. е. хвостатого тела и чечевичного ядра, у взрослого человека равен 11—15 см³ (Харман и Карпентер — Harman, Carpenter, 1950; Бонин и Шерифф — Bonin, Shariff, 1951; Юнгкласс — Jungklass, 1960) или около 2% объема полушария. Объем скорлупы по данным всех вышеназванных автором примерно на $\frac{1}{5}$ больше объема хвостатого тела и в 2 раза больше бледного шара. Объем хвостатого тела равен 4—5 см³, скорлупы — 5—6 см³ и бледного шара — 2—3 см³.

Юнгкласс с помощью специально сконструированного макротомы разделял полушарие на блоки толщиной 4 мм, измерял планиметром проекции базальных узлов и вычислял их объем в процентах к объему полушария. Оказалось, что объем полосатого тела в целом одинаков у мужчин и женщин, а также почти одинаков в правом и левом полушариях. Объем левого бледного шара превышает объем правого у мужчин (18 наблюдений) лишь на 4,1% и у женщин (19 наблюдений) на 9,0%. Объем хвостатого тела составляет $0,76 \pm 0,10\%$ объема всего полушария, объем скорлупы — $0,85 \pm 0,10\%$, объем бледного шара — $0,24 \pm 0,35\%$ и объем fundus striatum — $0,175 \pm 0,04\%$. Тот же автор при болезни Пика нашел уменьшение объема полосатого тела в размерах, превышающих уменьшение объемов всего полушария, а в 3 случаях хореи Гентингтона объем полосатого тела был ниже, чем у людей без поражения центральной нервной системы, причем разница в 4—7 раз превышала среднее квадратическое отклонение, т. е. была статистически достоверной.

Результаты исследования Стэльмасыка (1952, 1954) несколько отличаются от предыдущих. Он произвел измерения на 18 полушариях мозга взрослого человека. Объем хвостатого тела оказался больше объема скорлупы (табл. 175, на которой, помимо объема подкорковых ядер, представлены также их поверхность и длина).

Объем хвостатого тела в наблюдениях Стэльмасыка колебался от 7,3 до 11 см³, скорлупы — от 5,6 до 9,5 см³, наружной части бледного шара — от 1,2 до 2,1 см³ и внутренней части бледного шара — от 0,4 до 0,8 см³. Таким образом, даже на небольшом материале выявилась значительная изменчивость объема подкорковых узлов у человека.

Тот же автор измерил объем ограда, которая, по И. Н. Филимонову (1955), представляет собой образование промежуточное между корой и подкорковыми узлами. Размеры оказались в левом полушарии больше, чем в правом. Объем ограда у мужчин в среднем был равен слева 0,481 см³, справа — 0,433 см³, у женщин слева — 0,528 см³ и справа — 0,483 см³. Однако число наблюдений недостаточно для статистически достоверных выводов. Длина островка была в среднем равна слева 5,2 см и справа — 4,4 см, ограда слева — 3,8 и справа — 3,5 см.

В онтогенезе человека скорость роста внутреннего членика бледного шара по Л. А. Кукуеву (1955, 1959) несколько больше, чем его наружного членика, и намного больше скорости роста неостриатум, т. е. скорлупы и хвостатого тела. Скорость роста формации измеряется числом, выражающим изменение отношения ее величины к величине у взрослого за определенный период в процессе развития. Во внутриутробном периоде скорость роста базальных узлов выше, чем корковых полей прецентральной области, и ниже, чем скорость роста стволовых формаций, особенно люисова тела. После рождения вновь наиболее высокие темпы роста бледного шара: к 7 годам объем бледного шара уже почти равен объему его у взрослого, между тем как объем полосатого тела, красного ядра, черного вещества и люисова тела составляет 94% их объема у взрослого, а объем корковых полей прецентральной области — еще только 76—84% их объема у взрослого (табл. 176). Таким образом, на примере корковых полей, базальных узлов и стволовых образований двигательного анализатора подчеркивается факт более медленного роста формаций, которые появились в процессе видового развития позднее. Особенно медленно протекает рост этих новых формаций в периоде внутриутробного развития.

БАЗАЛЬНЫЕ УЗЛЫ У ЖИВОТНЫХ

Объем базальных узлов в сравнительноанатомическом ряду животных и у человека определяли Харман (1945) и Харман и Карпентер (1950), а также Бонин и Шерифф (1951), но результаты исследований не вполне совпадают (см. табл. 172 и 177). По Харману и Карпентеру у человека по сравнению с макаком объем бледного шара увеличивается в 18,7 раза, т. е. больше, чем объем хвостатого тела и скорлупы, между тем по Бонину и Шериффу объем всех трех образований увеличивается

или менее одинаково.
По Бонину и Шериффу. У
между размерами хвостатого
сходны. У макака по сра
возрастает объем бледного
сравнению с шимпанзе бо
хвостатого тела (в 3,4 раза). Та
рост бледного шара, д
человека — рост хвостатого т
По Харману и Карпенте
маком также характерен
по сравнению с шимпа
не хвостатого тела, а блед
Надо заметить, что дан
ляются нам более доказа
Карпентера.
Объем внутреннего чл
наружного незначительно
В миндалевидном комп
ральное, промежуточное, м
наибольший объем зани
определил размеры ядер
мартышек, цепкохвостых
роскопических срезов. Ра
далины равно 5—6 мм
верхней височной борозд
обследованных обезьян,
миндалевидного комплекса
шаря.
Размеры хвостатого
симбенса у собаки был
циям мозга, сделанным
стинок. Объем ядер вы
нер и Максимович — К
Объем хвостатого
бледного шара — 43,7
видного комплекса —
Относительный об
63%, бледного шара
и п. ассимбенса — 20
в целом).
У копытных объ
4,3% объема полуш
63%, скорлупа — от
объема полосатого

более или менее одинаково, соответственно в 7,4, 7,9 и 8,7 раза.

По Бонину и Шериффу, у долгопята и игрунки соотношения между размерами хвостатого тела, скорлупы и бледного шара идентичны. У макака по сравнению с игрункой больше всего возрастает объем бледного шара, у шимпанзе по сравнению с макаком больше всего возрастает объем скорлупы, у человека по сравнению с шимпанзе больше всего возрастает объем хвостатого тела (в 3,4 раза). Таким образом, для макака характерен рост бледного шара, для шимпанзе — рост скорлупы, для человека — рост хвостатого тела.

По Харману и Карпентеру, для шимпанзе по сравнению с макаком также характерен рост объема скорлупы, но у человека по сравнению с шимпанзе, больше всего возрастает объем не хвостатого тела, а бледного шара.

Надо заметить, что данные Бонина и Шериффа представляются нам более доказательными, чем данные Хармана и Карпентера.

Объем внутреннего членика бледного шара относительно наружного незначительно уменьшается от обезьян к человеку.

В миндалевидном комплексе ядер у обезьян выделяют латеральное, промежуточное, медиальное и вентральное ядра, из них наибольший объем занимает латеральное. Мацукава (1959) определил размеры ядер миндалины большого мозга у гиббона, мартышек, цепкохвостых обезьян и игрунки по проекциям микроскопических срезов. Расстояние от височного полюса до миндалины равно 5—6 мм (у игрунки — 2,5—3 мм). Расстояние от верхней височной борозды до центра миндалины равно у всех обследованных обезьян, кроме игрунки, 10—14 мм. Объем миндалевидного комплекса равен от 0,33 до 0,93% объема полушария.

Размеры хвостатого тела, скорлупы, бледного шара и п. ассимбенса у собаки были определены по объемным реконструкциям мозга, сделанным из восковых с примесью парафина пластинок. Объем ядер высчитывали по весу реконструкций (Крейнер и Максимович — Kreiner, Maksymowicz, 1962).

Объем хвостатого тела вместе со скорлупой равен 295 мм³, бледного шара — 43,7 мм³, п. ассимбенса — 14,7 мм³, миндалевидного комплекса — 92 мм³.

Относительный объем хвостатого тела и скорлупы равен 63%, бледного шара — 14%, миндалевидного комплекса — 3% и п. ассимбенса — 20% (за 100% принят объем базальных узлов в целом).

У копытных объем полосатого тела составляет от 2,5 до 4,3% объема полушария. Хвостатое тело составляет от 51 до 63%, скорлупа — от 28 до 36% и бледный шар — от 7 до 12% объема полосатого тела (Саито, 1960).

Таким образом, в сравнительноанатомическом ряду объем базальных узлов относительно объема полушария большого мозга незначительно уменьшается.

Для суждения о развитии базальных узлов в ряду животных сведения о количестве содержащихся в них клеток, разумеется, явились бы более ценным материалом, чем сведения об их объеме. К сожалению, о количестве клеток сведения почти полностью отсутствуют. Лишь у ящерицы — *Agama saucasica*, у которой длина мозга равна 7—8 мм, было подсчитано количество клеток в *striatum dorsale*, где их оказалось 1427050, а в архикортексе (аммонов рог, зубчатая фасция, периаρχикортекс) — 898900 (В. Н. Мац).

Проводящие пути от базальных узлов к коре большого мозга исследовали у макак путем подсчета клеток. В одном из полушарий производили экстирпацию различных участков коры. Через определенный срок животных забивали и подсчитывали количество клеток в хвостатом теле на стороне операции и на противоположной стороне. Оказалось, что на стороне операции вследствие ретроградного прерождения в хвостатом теле погибает некоторое количество клеток, но только при экстирпации определенных участков коры. При экстирпации как всего неокортекса лобной доли, так и при экстирпации коры только на ее орбитальной поверхности количество клеток в головке хвостатого тела на стороне операции уменьшалось. Статистически достоверно количество клеток при экстирпации указанных территорий уменьшалось от $8,2 \pm 2,7\%$ до $29,4 \pm 6,5\%$. При экстирпации коры только на дорсолатеральной поверхности лобной доли, от центральной борозды до лобного полюса, количество клеток в хвостатом теле на стороне операции не уменьшалось. Отсюда следует, что волокна от клеток головки хвостатого тела направляются только к коре на орбитальной поверхности и нижней части латеральной поверхности лобной доли (Танкард и Харман — Tankard, Harman, 1955).

§ 2. МОЗОЛИСТОЕ ТЕЛО И ПЕРЕДНЯЯ СПАЙКА У ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

Площадь сагиттального сечения мозолистого тела равна по Суитсу (Suitsu, 1920/21) 563 мм^2 , а по С. М. Блинкову и А. С. Чернышеву (1936) в среднем у 53 человек в возрасте от 24 до 74 лет — $753 \pm 99 \text{ мм}^2$, и колеблется от 580 до 1040 мм^2 . Томаш (1957) нашел, что через 1 мм^2 поперечного сечения мозолистого тела у человека проходит 338 000 волокон. Из сопоставления с данными С. М. Блинкова и А. С. Чернышева можно заключить, что количество волокон в мозолистом теле равно в среднем около 250 млн. и колеблется от 200 до 350 млн.

Томаш и Мак-Миллан (Tomash, MacMillan, 1957) полагают, что в мозолистом теле проходит 180 млн. волокон, из них мякотных всего 50—60%. Диаметр волокон не превышает 5,5 мк.

Количественные определения передней спайки у человека были произведены Томашом (1957). Площадь сагиттального сечения передней спайки равна $3\text{—}5 \text{ мм}^2$, через 1 мм^2 поперечного сечения проходит от 772 000 до 890 000 волокон. Через переднюю спайку проходит всего от 2,4 до 4,16 млн. волокон, из них мякотных — около 66%, диаметр волокон не превышает 3,5 мк.

Площадь поперечного сечения мозолистого тела у новорожденной белой крысы равна $1,45 \text{ мм}^2$. В этом периоде мягкотные волокна в нем еще отсутствуют. К 10-му дню появляются мягкотные волокна, до 30-го дня происходит образование новых и увеличение диаметра мягкотных оболочек. Площадь сечения мозолистого тела у белой крысы в возрасте 7 дней равна $2,34 \text{ мм}^2$, 10 дней — $3,17 \text{ мм}^2$, 40 дней — $4,23 \text{ мм}^2$, 150 дней — $4,67 \text{ мм}^2$, 378 дней — $5,29 \text{ мм}^2$. Таким образом, у крысы в течение длительного времени после рождения продолжается рост мозолистого тела. Площадь его сечения от новорожденной до взрослой крысы увеличивается в 3,5 раза.

У мыши через 1 мм^2 сечения мозолистого тела проходит 400 000 волокон, диаметр волокон не превышает 1 мк (Томаш, 1957).

Сопоставление площади сечения спаячных систем с поверхностью различных отделов коры и ряду животных приводит к выводу, что мозолистое тело связано с неокортексом, psalterium с архикортексом и передняя спайка — с палеокортексом. Передний отдел передней спайки связан с обонятельными луковицами, а ее задний отдел — с грушевидной долькой. У лемуров площадь поперечного сечения мозолистого тела примерно в 8—9 раз больше площади поперечного сечения передней спайки, а у ежа — всего в 2 раза (Бошо и Стефан — Bauchot, Stephan, 1961) (табл. 178).

Исходя из допущения, что развитие мозолистого тела отражает уровень высших функций интеллекта, а развитие продолговатого мозга отражает уровень низших вегетативных функций, Антони (Anthony, 1938 и 1951) предложил в качестве меры высоты организации мозга принять каллозо-бульбарный индекс $\frac{M}{O}$, где M — площадь сечения мозолистого тела, а O — площадь поперечного сечения через нижний уровень продолговатого мозга. Этот индекс у человека оказался намного выше, чем у животных, включая человекообразных обезьян (табл. 179).

Соотношение между величиной мозолистого тела и передней спайкой, очевидно, также является отчетливым признаком уровня развития, поскольку это соотношение от лемуров до человека с 3 поднимается до 200.

Глава X

КОРА БОЛЬШОГО МОЗГА. ОБЪЕМ, ПОВЕРХНОСТЬ, ШИРИНА СЛОЕВ

§ 1. ОБЪЕМ КОРЫ

Объем коры обоих полушарий большого мозга человека, по данным ряда авторов, колеблется от 230 до 561 см³ (табл. 180).

Если принять поверхность коры одного полушария равной в среднем 80 000 мм², а ширину коры равной в среднем 3 мм, то объем коры одного полушария составит около 240 см³ или около 44 % объема полушария.

Сопоставление объема участков коры большого мозга, имеющих различное citoархитектоническое строение, проведено Шериффом (1953). Автор исследовал три основных типа коры: 1) кониокортикальный, который по данным Розе (Rose, 1933), И. Н. Филимонова (1929) и Бродмана (1909) характеризуется обилием мелких клеток, густо расположенных во всех слоях коры. По этому принципу построены так называемые проекционные сенсорные зоны коры (поля 41, 17, 3); 2) агранулярный тип строения коры характеризуется более крупными клетками, отсутствием или плохой выраженностью слоя IV и II и относительно малой плотностью расположения клеток. По этому типу построены, например, поля 4 и 6 (корковый конец двигательного анализатора); 3) эуламинарный тип коры характеризуется равномерностью развития всех основных слоев. К этому типу принадлежат поля 8, 9, 10, 45, 44, 11, 12 и 47 лобной области, поля 37, 22 и 21 височной области (поля 5, 7, 39 и 40 верхней и нижней теменных областей, поля 1 и 2 постцентральной области, поля 18 и 19 затылочной области — табл. 181).

В онтогенезе объем коры мало обследован. По А. С. Арутюновой (1951) объем коры 41-го и 22-го поля в онтогенезе человека растет различными темпами. Во внутриутробном периоде объем поля 41 увеличивается в 10 раз, а поля 22 всего в 3 раза. После рождения до 7 лет объем поля 41 увеличивается в 8 раз, а поля 22 — в 7 раз. Таким образом, до рождения проекционная зона слухового анализатора увеличивается более быстрыми темпами,

чем соседнее с ней поле 22, а после рождения темпы роста обоих полей выравниваются. Объем поля 41 уже у ребенка 1 года находится в пределах колебаний его объема у взрослого, между тем как объем поля 22 только у 2-летнего ребенка входит в пределы колебания объема этого поля у взрослого.

В ряду приматов происходит прогрессивное возрастание объема коры, связанное с ростом всего мозга по закону аллометрии (см. гл. VI). При этом коэффициент корреляции между объемом коры и весом мозга близок к единице ($r=0,991$ по Шериффу). Объем коры в ряду приматов нарастает быстрее, чем объем ствола и белого вещества полушарий.

В ряду приматов от полуобезьян к человеку относительный объем наиболее сложных и филогенетически новых участков коры резко нарастает (от 27 до 85%), в то время как формации, связанные с центральными корковыми участками анализаторов, относительно уменьшаются от 28 до 3% для кониокортикальных зон и от 15 до 12% для агранулярных (табл. 181).

Абсолютный размер кониокортикальных формаций увеличивается от долгопята до человека в 33 раза, агранулярных формаций в 230 раз, а эуламинарных в 430 раз.

Объем коры грызунов (Бок, 1959) равен у мыши $29,9 \text{ мм}^3$, крысы — 102 мм^3 , морской свинки — 390 мм^3 и кролика — 610 мм^3 , т. е. нарастает в ряду грызунов в зависимости от веса тела.

§ 2. ПОВЕРХНОСТЬ КОРЫ

ПОВЕРХНОСТЬ КОРЫ У ВЗРОСЛОГО

Поверхность коры обоих полушарий большого мозга взрослого человека варьирует от $1468,7$ — до 1670 см^2 .

Принятые в некоторых изданиях выражения: «площадь поверхности коры» или «площадь коры» нуждаются в пересмотре. Площадь в геометрии обозначает меру для плоских фигур (двухмерных). Термин «поверхность» относится только к объемным фигурам (сфера, эллипсоид). Кора мозга не может быть названа плоской фигурой. Поэтому, измеряя поверхность мозга, не следует употреблять выражение «площадь поверхности».

Приводим относительную величину поверхности различных отделов коры большого мозга на основании измерения 18 полушарий мозга взрослого человека (табл. 182, 183, по И. Н. Филимонову).

Для человека характерно преобладание лобной и височной областей, поверхность которых в сумме составляет 47% всей поверхности полушария.

В литературе неоднократно возникал вопрос о пределах индивидуальной изменчивости размеров корковых формаций и об изменчивости соотношений между различными формациями в

той или иной групповой и расовой популяции. Показано, что индивидуальные вариации размеров поверхности как всего мозга, так и отдельных областей столь велики, что выделить какие-либо количественные или качественные признаки, характерные для той или иной расовой группы, невозможно. Более того, сходство между отдельными индивидуумами разных рас по размерам корковых формаций значительно больше, чем сходство между индивидуумами внутри расовой группы (С. А. Саркисов и И. Н. Филимонов, 1935; С. А. Саркисов, 1939). Связь между размером поверхности корковых областей, а также их цитоархитектонической структурой и одаренностью не установлена. Гейнце (Heinze, 1954) пытался связать художественную одаренность с размером одного из подполей поля 18.

Вопрос о функциональной и морфологической асимметрии центральной нервной системы и, в частности, коры большого мозга рассматривали Экономо (1925), Людвиг (Lüdwig, 1935), В. В. Бунак (1941) и др. Исследования на большом материале, опубликованные сотрудниками Института мозга АМН СССР, не выявили преобладания средних величин цитоархитектонических областей в правом (доминантном) или левом (субдоминантном) полушарии. По С. М. Блинкову (1940), который произвел измерения поверхности височной области по непрерывным сериям срезов в 20 полушариях взрослого человека, имеется поразительное сходство между средней величиной поверхности височной области в правых и левых полушариях (табл. 184). Разница между величиной поверхности нижней теменной области в правом и левом полушарии составляет в среднем из 10 наблюдений $0,16 \text{ см}^2$. При этом по нашим вычислениям (И. И. Глезер) тройная ошибка средней арифметической составляет для левой нижней теменной области $\pm 6,3 \text{ см}^2$, а для правой — $\pm 5,4 \text{ см}^2$. Следовательно, пределы колебания средних арифметических полностью перекрывают разницу между правым и левым полушариями. Вычисления по методу тройной ошибки показали, что средняя величина поверхности коры и ее отдельных областей в левом полушарии статистически не отличаются от средней величины поверхности в правом полушарии.

При сопоставлении величины различных корковых областей в обоих полушариях одного и того же мозга оказывается, что абсолютного преобладания одного полушария над другим нет, т. е. преобладание величины поверхности одной области в левом полушарии, как правило, сочетается с преобладанием поверхности другой области в правом полушарии. То же наблюдается в пределах отдельной области. Например, в височной области в табл. 184, наблюдение 9, преобладание поверхности верхней височной подобласти в левом полушарии сочетается с преобладанием площади височно-теменно-затылочной подобласти в правом полушарии.

поверхности
Интенсивные возрастные
структуры коры мозга
метным ростом ее поверх
поверхности коры явля
тельно, скорость роста
мерность присуща подав
животных и растений
Е. М. Вермель, 1935; И
Большинство авторов
чае по два мозга в ка
видуальной изменчив
остается открытым, и
проводить с осторожн

Ввиду большого с
возрастах степень смор
мозга при его фикса
значительно выше мо
ние величины поверх
без учета различной
нию действительной
известной нам литер
степень сморщиваем
личного возраста.

При оценке возр
ских структур коры
гаем учитывать два
пень увеличения. Т
изменением соотно
бенка и ее величи
судить, когда тот
бания величин, ха
отметить, что этот
исследованиях. Мы
значение для оцен

Второй парам
менение той или
раннему периоду
произволен. Для
является исходно
параметр дает в
ность роста, а в
увеличение за оп
К 7—8 месяцев
ности коры бол
поверхности моз

ПОВЕРХНОСТЬ КОРЫ В ПРОЦЕССЕ РАЗВИТИЯ

Интенсивные возрастные изменения цитоархитектонической структуры коры мозга человека сопровождаются столь же заметным ростом ее поверхности. Кривая онтогенетического роста поверхности коры является параболой 2-го порядка, следовательно, скорость роста должна падать с возрастом. Эта закономерность присуща подавляющему большинству тканей и органов животных и растительных организмов (Гейденгайн, 1911; Е. М. Вермель, 1935; И. И. Шмальгаузен, 1935).

Большинство авторов измеряло по одному или в лучшем случае по два мозга в каждом возрасте, поэтому вопрос об индивидуальной изменчивости поверхности коры в онтогенезе остается открытым, и выделение возрастных периодов следует проводить с осторожностью.

Ввиду большого содержания воды в ткани мозга в ранних возрастах степень сморщиваемости и эмбрионального и детского мозга при его фиксации и заливке в парафин или целлоидин значительно выше мозга взрослого. Естественно, что сопоставление величины поверхности мозга на разных стадиях онтогенеза без учета различной степени сморщиваемости ведет к искажению действительной динамики роста поверхности. Однако в известной нам литературе не приводятся поправки на разную степень сморщиваемости при дегидратации мозга людей различного возраста.

При оценке возрастных изменений микро- и макроскопических структур коры большого мозга мы (И. И. Глезер) предлагаем учитывать два основных параметра: *скорость роста и степень увеличения*. Так, скорость роста формации определяется изменением соотношения между ее величиной у плода или ребенка и ее величиной у взрослого. По этому параметру можно судить, когда тот или иной показатель входит в пределы колебания величин, характерных для взрослого организма. Следует отметить, что этот параметр широко используется в различных исследованиях. Мы только даем ему название и определяем его значение для оценки процессов роста.

Второй параметр — степень увеличения — характеризует изменение той или иной величины по отношению к какому-либо раннему периоду роста. Выбор этого начального периода весьма произволен. Для постнатального периода момент рождения является исходной точкой развития. Таким образом, первый параметр дает возможность оценить относительную завершенность роста, а второй позволяет охарактеризовать абсолютное увеличение за определенный отрезок онтогенеза.

К 7—8 месяцам внутриутробного периода величина поверхности коры большого мозга составляет 10—11% от величины поверхности мозга взрослого, к 2—4 месяцам после рождения —

около 50%, а к 2 годам уже находится в пределах колебаний, наблюдаемых у взрослых (табл. 185).

Интрасулькальный компонент, т. е. поверхность, скрытая в глубине борозд, резко нарастает главным образом в период до рождения. К рождению соотношение между интра- и экстрасулькальными компонентами в основном уже сформировано, составляет 56—78% и остается постоянным на протяжении всего периода после рождения (Е. П. Кононова, 1948; И. А. Станкевич, 1947) (табл. 186).

В период после рождения между ростом поверхности правого и левого полушарий коры большого мозга человека существенной разницы не обнаружено (табл. 187).

Как видно из табл. 188, до рождения объем мозга (V) нарастает более быстро, чем поверхность коры (S), вследствие чего к 8 лунным месяцам на 1 см^3 объема мозга приходится до $1,5 \text{ см}^2$ поверхности коры. После рождения индекс $\frac{S}{V}$ колеблется до 2 лет около значения 2,0—2,1, а после 2 лет уменьшается до 1,6 и остается стабильным.

Из табл. 189, составленной нами на основании измерения поверхности различных областей на препаратах из одной и той же коллекции (Институт мозга АМН СССР), можно сделать следующие заключения: 1) во внутриутробном периоде развития поверхность филогенетически наиболее новых областей мозга (нижняя теменная, лобная, височная) к моменту рождения составляет 11—13% их поверхности у взрослого. Однако по степени увеличения в период от 6 месяцев до рождения эти области отличаются друг от друга. Лобная область увеличивается за этот период в 2—3 раза, нижняя теменная — в 4,3 раза, височная — в 5,6 раза. После рождения поверхность лобной, нижней теменной и височной областей увеличивается примерно одинаково (в 7—9 раз); 2) по степени увеличения поверхности от рождения до взрослого среди основных областей коры мозга можно выделить 4 группы областей (И. И. Глезер, 1962) (рис. 10). Височную область мы рассматриваем как состоящую из 4 весьма отличных между собой по особенностям развития подобластей (С. М. Блинков, 1955). Наиболее значительно (в 9 раз) увеличивается поверхность лобной, нижней теменной и височно-теменно-затылочной областей (1-я группа). Ко второй или промежуточной группе относятся средняя и нижняя височная подобласти, которые увеличиваются в 7 раз. Поверхность затылочной, прецентральной, постцентральной областей и верхней височной подобласти увеличивается в 5 раз (3-я группа), а лимбическая и инсулярная — всего в 2—3 раза (4-я группа). Этот факт находится в соответствии с функциональной неравнозначностью корковых зон. Зоны, поражение которых приводит к расстройству высших функций (активная речь, гнозис, праксис),

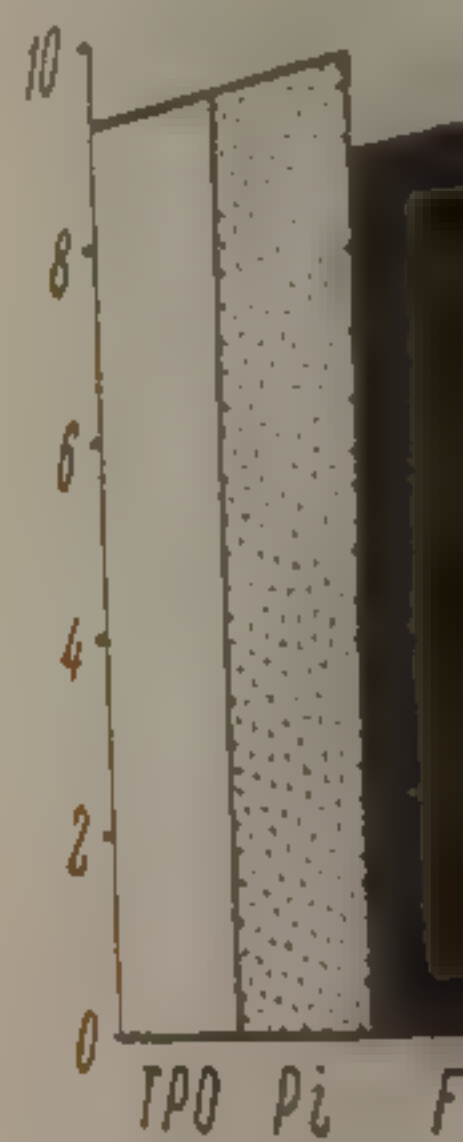


Рис. 10. Рост областей коры б

Цифры указывают области от новорожденной затылочной области; ТМ — средняя область; Ос — затылочная область; Zim — лимбическая

рождения поверхность тах к величине ее по для затылочной области к 1 году — 44,5% для затылочной области составляет около 70% свыше 80,0%. В этом 83,1% от поверхности. Если сравнить (в процентах к поверхности взрослого (табл. 19) относятся в онтогенезе к поверхности (затылочная и височная) и уменьшается (пре

увеличиваются в процессе онтогенеза у человека в значительно большей мере, чем ядерные зоны анализаторов. В меньшей степени увеличиваются зоны переходные от новой коры к старой и древней (островковая и лимбическая области), связанные, по-видимому, с вегетативными функциями.

По скорости роста между отдельными корковыми зонами после рождения обнаруживается как сходство, так и различие. Во всех корковых зонах ускорение и замедление роста происходит примерно в одни и те же периоды. Так, к 6 месяцам после

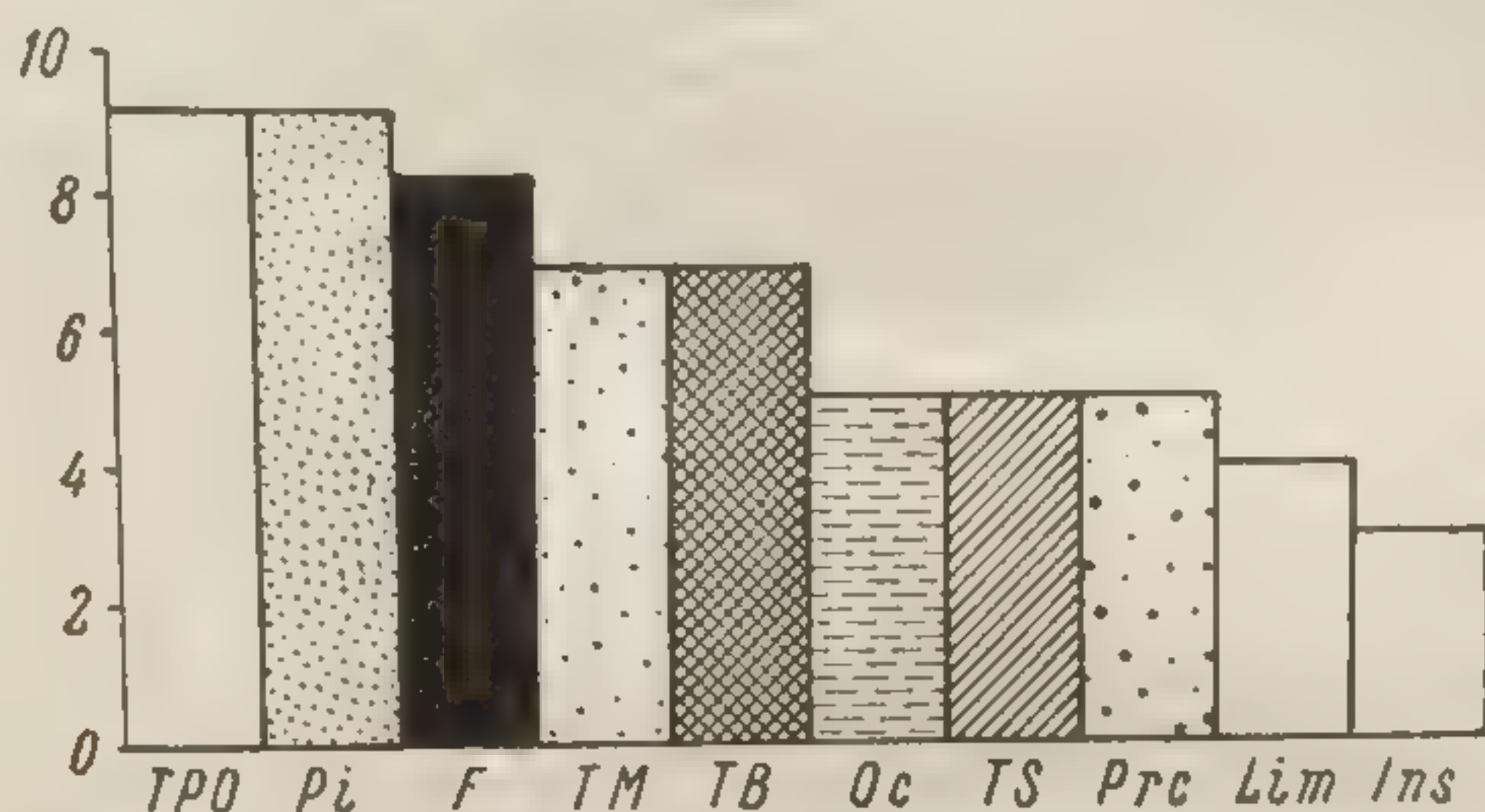


Рис. 10. Рост поверхности цитоархитектонических областей коры большого мозга человека после рождения (Глезер, 1962).

Цифры указывают, во сколько раз увеличивается поверхность области от новорожденного до взрослого. TPO — височно-теменно-затылочная область; Pi — нижняя теменная область; F — лобная область; TM — средняя височная область; TB — нижняя височная область; Oc — затылочная область; Prc — постцентральная область; Lim — лимбическая область; Ins — островковая область.

рождения поверхность цитоархитектонической области в процентах к величине ее поверхности у взрослого составляет 26,5% для затылочной области и 43,5% для нижней теменной области, к 1 году — 44,5% для нижней теменной области и 55,5% для затылочной области. К 2 годам поверхность обеих областей составляет около 70% ее поверхности у взрослого, а к 7 годам — свыше 80,0%. В этом периоде лобная область достигает уже 83,1% от поверхности у взрослого.

Если сравнить величину поверхности корковых областей (в процентах к поверхности полушария) у новорожденного и взрослого (табл. 190), можно видеть, что эти области подразделяются на 3 группы: в первой группе относительная величина поверхности в онтогенезе нарастает (лобная, височная, нижняя теменная области). Во второй группе относительная величина поверхности сохраняется примерно на одном и том же уровне (затылочная и верхняя теменная области). В третьей группе относительная величина поверхности с возрастом несколько уменьшается (прецентральная и лимбическая области).

Рост поверхности полей и подобластей, входящих в состав одной и той же области, неравномерен. Это положение можно иллюстрировать на примере височной области (В. А. Абовян, А. С. Арутюнова, Ф. А. Бразовская, И. И. Глезер, Т. М. Мохова, 1959, 1961 — табл. 191). Очевидно, что по степени увеличения поверхности коры после рождения височно-теменно-затылочная подобласть обгоняет другие подобласти. Наименьшее увеличение поверхности наблюдается в верхней височной подобласти, а базальная и средняя височные подобласти занимают промежуточное место. Относительная величина поверхности (в процентах к поверхности всего полушария) верхней височной подобласти на 1% уменьшается, базальной височной подобласти увеличивается на 0,5%, а средней височной подобласти на 0,8%, а височно-теменно-затылочная подобласть увеличивается на 6% (1) (И. И. Глезер, 1961). Таким образом, в пределах височной области имеет место ступенчатый переход от участков коры с интенсивным ростом в онтогенезе к участкам с более медленным ростом.

В лобной, затылочной, прецентральной, инсулярной и других областях коры также имеются поля, растущие более интенсивно, чем другие. Они обычно расположены на периферии области и являются филогенетически наиболее новыми формациями, которые возникли на переходе между более старыми формациями. Так, в затылочной области более интенсивно растет поле 19, в прецентральной области — поле 6, в лобной — поля 10 и 46. С другой стороны в тех же областях имеются поля, увеличивающиеся в онтогенезе сравнительно незначительно.

§ 3. ПОВЕРХНОСТЬ КОРЫ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Сопоставление поверхности коры и ее основных подразделений у насекомых, грызунов, сумчатых, неполнозубых, хищных, ластоногих, китообразных, приматов, по данным И. Н. Филимонова (1942), представлено в табл. 192, из которой следует вывод об относительном нарастании в представленном ряду млекопитающих районов новой коры при переходе от насекомых к более высокоорганизованным млекопитающим. Столь же закономерно в данном ряду уменьшается относительная величина старой (архикортекс) и древней (палеокортекс) коры. Уменьшается и межуточная кора в том же ряду. Нельзя не отметить, что из ряда выпадают некоторые млекопитающие, что можно объяснить видовой специфичностью внутрикорковых соотношений.

По относительной величине поверхности неокортекса приматы, ластоногие и хищные образуют группу, в которой неокортекс составляет от 84 до 98% всей поверхности коры, а сумчатые, неполнозубые, грызуны и насекомоядные составляют вто-

рую группу, в которой неокортекс занимает от 32 до 69%. Следует иметь в виду, что внутри каждого отряда млекопитающих имеются представители, отличающиеся друг от друга по относительной величине поверхности корковых районов. Так, в отряде приматов у игрунки неокортекс составляет 85,3%, а у человека 95,9%. Вообще уровень развития того или иного млекопитающего не всегда можно определить по относительной величине неокортекса. Так, у дельфина относительная величина поверхности неокортекса больше, чем у человека. Соотношение между архикортексом и палеокортексом $\left(\frac{A}{П}\right)$ колеблется у хищных,

ластоногих, насекомоядных и неполнозубых от 0,9 до 1,5, а у приматов от 2,5 до 3,6. Абсолютный размер архикортекса у человека (1863 мм³) превышает размер его у всех других млекопитающих и более чем в 2 раза превышает его размер у шимпанзе; палеокортекс у человека (480 мм²) лишь немного больше, чем у собаки, и всего на 50% больше, чем у шимпанзе. Как указывал И. Н. Филимонов (1949), прямого соответствия между размером большинства палеокортикальных формаций и особенностями обонятельных функций не имеется.

Поверхность коры одного полушария белой крысы равна 16,6 мм², площадь неокортекса равна 10,3 мм², т. е. 62% поверхности всей коры полушария (В. М. Светухина, 1962). Таким образом, относительная величина неокортекса у белой крысы, по данным В. М. Светухиной, близка к той, которая была получена у кролика И. Н. Филимоновым.

Общая поверхность коры мозга в ряду приматов заметно нарастает, что связано с общим увеличением размеров головного мозга в процессе антропогенеза (табл. 193).

Различные области коры большого мозга по изменению величины своей поверхности — от макака до человека — распадаются на три группы: 1) области, у которых относительный размер увеличивается (лобная, височная, нижняя теменная); 2) области стабильные по относительным размерам (прецентральная); 3) области, уменьшающиеся по своим размерам (затылочная, лимбическая, старая и древняя кора).

Таким образом, относительная величина областей, которые по преимуществу связаны с речью, гнозисом, праксисом, увеличивается в филогенезе наиболее интенсивно. Следует, однако, иметь в виду, что относительные параметры не исчерпывают всей сложности изменения поверхности отдельных областей коры большого мозга в филогенезе. Так, если обратиться к абсолютному увеличению корковых областей в ряду приматов, приравняв за 1 величину поверхности у мартышки (как низшего узконосого примата), то окажется, что затылочная область увеличивается у оранга в 2,2 раза, а у человека в 4,5 раза. Соответственно поверхность прецентральной области увеличивается у

оранга и шимпанзе от 4,5 до 6,5 раза, а у человека в 9,3 раза. Поверхность нижней теменной области у оранга и шимпанзе увеличивается в 27—29 раз, а у человека — в 260—270 раз. Суммарно все формации височной области увеличиваются у шимпанзе и оранга в 3—4 раза, у человека в 14 раз (табл. 194).

Гомология цитоархитектонических полей и затылочной и прецентральной областей у разных видов приматов не вызывает сомнений. Как видно из табл. 195 и 196, в пределах корковых зон двигательного и зрительного анализаторов имеются поля с прямо противоположными тенденциями развития (И. Н. Филимонов, 1949; И. И. Глезер, 1958; Л. А. Кукуев, 1961). Если в ряду приматов относительная величина поверхности полей 17 и 4 уменьшается, то относительная величина поверхности полей 6, 18 и 19 увеличивается. При этом относительная величина поверхности проекционной зоны двигательного анализатора уменьшается от игрунки до человека в 6 раз, а зрительного анализатора — всего в 2,2 раза. Увеличение относительного размера периферических зон в двигательном анализаторе происходит в 4,8 раза, а в зрительном всего в 2,2 раза.

В отряде хищных относительная величина поверхности разных областей характерным образом изменяется у различных видов животных, см. табл. 197 и 198. Так, например, у собаки величина поверхности лобной, прецентральной и лимбической областей, примерно, одинакова, между тем как у кошки прецентральная область в 4 раза больше лобной и в два раза больше лимбической области.

У белой крысы поверхность затылочной области составляет 7,03% неокортекса, височной — 9,5%, передней теменной — 28,58%, собственно теменной — 4,72%, собственно лобной — 5,47%, задней лобной — 15,6%, островковой — 7,55%, лимбической — 8,85% и переходной от лимбической к соседним полям новой коры — 5,7% и переходной от лимбической к соседним полям новой коры — 7,0% (Светухина, 1962). Таким образом, у белой крысы значительно преобладает над другими передняя теменная область, т. е. зона кинестетического анализатора.

Подробное исследование размеров поверхности коры мозга у семейства рукокрылых (летучих мышей) из отряда насекомоядных произведено Лютгеймом (1962), сопоставившим два подсемейства рукокрылых (Chiroptera) (табл. 199).

Из таблицы следует, что в ряду рукокрылых с нарастанием веса тела увеличивается общая поверхность коры большого мозга. В том же ряду нарастает относительная величина неокортекса и уменьшается относительная величина более старых отделов коры. Автор пользуется номенклатурой Розе, по которой неокортекс представляет собой 6—7-слойную кору, шизокортекс — расщепленную кору (периархикортекс по И. Н. Филимонову), бикортекс — двуслойную кору (архикортекс по И. Н. Фи-

...и шимпанзе от 4,5 до 6,5 раза, а у человека в 9,3 раза. Поверхность нижней теменной области у оранга и шимпанзе увеличивается в 27—29 раз, а у человека — в 260—270 раз. Суммарно все формации височной области увеличиваются у шимпанзе и оранга в 3—4 раза, у человека в 14 раз (табл. 194). Гомология цитоархитектонических полей и затылочной и прецентральной областей у разных видов приматов не вызывает сомнений. Как видно из табл. 195 и 196, в пределах корковых зон двигательного и зрительного анализаторов имеются поля с прямо противоположными тенденциями развития (И. Н. Филимонов, 1949; И. И. Глезер, 1958; Л. А. Кукуев, 1961). Если в ряду приматов относительная величина поверхности полей 17 и 4 уменьшается, то относительная величина поверхности полей 6, 18 и 19 увеличивается. При этом относительная величина поверхности проекционной зоны двигательного анализатора уменьшается от игрунки до человека в 6 раз, а зрительного анализатора — всего в 2,2 раза. Увеличение относительного размера периферических зон в двигательном анализаторе происходит в 4,8 раза, а в зрительном всего в 2,2 раза. В отряде хищных относительная величина поверхности разных областей характерным образом изменяется у различных видов животных, см. табл. 197 и 198. Так, например, у собаки величина поверхности лобной, прецентральной и лимбической областей, примерно, одинакова, между тем как у кошки прецентральная область в 4 раза больше лобной и в два раза больше лимбической области. У белой крысы поверхность затылочной области составляет 7,03% неокортекса, височной — 9,5%, передней теменной — 28,58%, собственно теменной — 4,72%, собственно лобной — 5,47%, задней лобной — 15,6%, островковой — 7,55%, лимбической — 8,85% и переходной от лимбической к соседним полям новой коры — 5,7% и переходной от лимбической к соседним полям новой коры — 7,0% (Светухина, 1962). Таким образом, у белой крысы значительно преобладает над другими передняя теменная область, т. е. зона кинестетического анализатора. Подробное исследование размеров поверхности коры мозга у семейства рукокрылых (летучих мышей) из отряда насекомоядных произведено Лютгеймом (1962), сопоставившим два подсемейства рукокрылых (Chiroptera) (табл. 199). Из таблицы следует, что в ряду рукокрылых с нарастанием веса тела увеличивается общая поверхность коры большого мозга. В том же ряду нарастает относительная величина неокортекса и уменьшается относительная величина более старых отделов коры. Автор пользуется номенклатурой Розе, по которой неокортекс представляет собой 6—7-слойную кору, шизокортекс — расщепленную кору (периархикортекс по И. Н. Филимонову), бикортекс — двуслойную кору (архикортекс по И. Н. Фи-

§ 4. ШИ
ШИРИНА КО
Сведения о ширине коры
температуре, трудно сопостав
зации, заливки, измерения,
исследователи. Обычно приво
поверхности извилины. Одна
из, именно этот участок ко
извилины. Остроконечная и
своей вершине имеет б
сложной вершиной. Закон
изгибается при переходе со
стенки, особенно на дно
дом поле ширина коры и
поверхности, ширина кор
более характерных при
архитектонические поля
животных.
В табл. 200 приведен
а разных областях и пол
Измерения производ
меры фиксированного
меры приводятся без
вание. Как можно вид
чаются между собой вид
наблюдается в постце
затылочной и лимбиче
стве областей коры ко
борозды коры умен
в 2—2,5 раза по
слоя I в среднем ра
слоя III — 0,8—1,0 м
0,5 мм, слоев VI—V

лимонову), семикортекс — полуотделенную кору (палеокортекс по И. Н. Филимонову).

Очевидно, что у наиболее крупных представителей рукокрылых (*Macrochryoptera*) филогенетически новые участки коры (неокортекс) занимают относительно больше места, чем у более мелких (*Microchryoptera*) представителей. Вполне возможно, что *Macrochryoptera* являются филогенетически более прогрессивной ветвью рукокрылых. Как показывает Лютгемейер, соотношения между различными территориями коры у рукокрылых формируются еще во внутриутробном периоде и весьма мало изменяются после рождения.

§ 4. ШИРИНА КОРЫ

ШИРИНА КОРЫ У ЧЕЛОВЕКА

Сведения о ширине коры большого мозга, опубликованные в литературе, трудно сопоставимы из-за различия в способах фиксации, заливки, измерения, которыми пользовались разные исследователи. Обычно приводится ширина коры на свободной поверхности извилины. Однако, по данным Бока и его сотрудников, именно этот участок коры больше всего зависит от формы извилины. Остроконечная извилина при прочих равных условиях на своей вершине имеет более широкую кору, чем извилина с плоской вершиной. Закономерное уменьшение ширины коры наблюдается при переходе со свободной поверхности извилины на ее стенки, особенно на дно борозды. Несмотря на то, что в каждом поле ширина коры изменяется в зависимости от рельефа поверхности, ширина коры и ее слоев является одним из наиболее характерных признаков, по которым различаются цитоархитектонические поля и области не только у человека, но и у животных.

В табл. 200 приведены данные И. И. Глезера о ширине коры в разных областях и полях коры большого мозга человека.

Измерения производили окуляр-микрометром на препаратах мозга, фиксированного в спирте и залитого целлоидином. Размеры приводятся без поправочных коэффициентов на сморщивание. Как можно видеть из табл. 200, области и поля отличаются между собой по ширине коры. Наименьшая ширина коры наблюдается в постцентральной области. Далее следуют поля затылочной и лимбической областей. Ширина коры в большинстве областей коры колеблется около 3 мм. Ширина коры в глубине борозды уменьшается во всех полях новой коры (в 2—2,5 раза по сравнению с вершиной извилины). Ширина слоя I в среднем равна 0,15—0,2 мм; слоя II — 0,10—0,16 мм, слоя III — 0,8—1,0 мм; слоя IV — 0,12—0,30 мм; слоя V — 0,4—0,5 мм, слоев VI—VII — 0,6—0,9 мм.

Из табл. 200 видно, что лобная область отличается от затылочной тем, что гранулярный слой IV ■ ней ■ 3 раза уже, а слои V и VI+VII в 1,5—2 раза шире, чем в затылочной области.

Ширина коры ■ отдельных слоев является сложным архитектурным признаком и зависит от структуры дендритов клеток, расположенных на определенном расстоянии друг от друга («поле нейрона» по Боку). Другим не менее важным фактором, влияющим на ширину коры, является величина клеток. По нашим наблюдениям имеется определенная связь между шириной коры и ее слоев, величиной клеток и густотой их расположения. Однако эта связь определяется нелинейной зависимостью.

До достижения определенной величины ширина коры строго пропорциональна размеру клеток и густоте их расположения, но сколько бы дальше ни нарастала эта величина, размер клеток и густота их расположения остаются постоянными.

Кора различных анализаторов имеет неодинаковую ширину. Так, корковые зоны зрительного и общечувствительного анализаторов (поле 3 и поле 17) отличаются узкой корой. Однако для поля 41 (корковая зона слухового анализатора) характерна весьма широкая кора.

Наиболее широка кора прецентральной области, т. е. двигательного анализатора, но почти так же широка кора островковой области.

В различных областях и полях новой коры наиболее широк слой III и слои V+VI.

Ширина других слоев ■ большей мере характеризует структуру различных областей и полей. Слой I очень широк в базальной височной подобласти (особенно в поле 20 в). Слой IV наиболее широк в поле 17 затылочной области и т. д. Обширные сведения по развитию и росту ширины коры мозга у человека представлены в трудах Института мозга АМН СССР (С. А. Саркисов, 1948; Е. П. Кононова, 1962, и др.). Для того, чтобы иметь надлежащее суждение о росте ширины коры в онтогенезе, следует строго учитывать влияние неодинаковой сморщиваемости мозга в разных возрастах, вариации ширины коры в зависимости от формы извилины и индивидуальную вариабильность, которая в онтогенезе еще выше, чем у взрослого человека. Из работ по развитию ширины коры следует указать на исследование Ингер и Мейер (Inger, Meyer, 1963), которые измеряли ширину коры затылочной области у 16 плодов, 18 — недоношенных, 12 новорожденных и 8 детей до года жизни. Авторы выделили 3 периода роста ширины коры: 1) рост ширины коры за счет миграции клеток (плод 1—30 см); рост ширины за счет клеточной перегруппировки (35—40 см плод); 3) рост ширины коры за счет увеличения межнейронных пространств, т. е. развития отростков нервных клеток, глии и сосудов.

Ширина коры у неа...

ШИРИНА КОРЫ У НЕА...

Определение ширины коры бо...

Определение ширины коры бо...

Определение ширины коры бо...

Определение ширины коры бо...

Определение ширины коры бо...

Определение ширины коры бо...

Определение ширины коры бо...

Определение ширины коры бо...

Определение ширины коры бо...

Определение ширины коры бо...

Определение ширины коры бо...

Определение ширины коры бо...

Определение ширины коры бо...

Определение ширины коры бо...

Определение ширины коры бо...

Определение ширины коры бо...

Определение ширины коры бо...

У плода 10 см ширина коры поля 17 равна 105 мк, у новорожденного — 1259 мк, у 5-месячного ребенка — 1470 мк и у 8-месячного — 1662 мк. Соответственно, соотношение между общим объемом коры и объемом клеточных ядер («Rindengesamt-kernkoeffizient») равно у плода 10 см — 2,8; у новорожденного — 25,3; у 5-месячного ребенка — 31,1 и 8-месячного — 42. Из данных авторов следует, что расширение коры и увеличение этого коэффициента идут строго параллельно.

ШИРИНА КОРЫ У НЕКОТОРЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Определение ширины коры большого мозга у животных показало, что в сравнительноанатомическом ряду имеется тенденция к увеличению ширины коры при переходе к более высокоорганизованным животным.

Так, ширина коры поля 10 у макака равна 1,1 мм, у мангобея — 1,52 мм, у гамадрила — 1,62 мм, у гиббона — 1,68 мм, у оранга — 1,95 мм, а у шимпанзе и человека имеет один и тот же порядок и колеблется от 2,3 до 2,4 мм. Такие же закономерности отмечены и для других полей лобной области (Е. П. Кононова, 1962). Относительная (в %) ширина отдельных слоев коры лобной области, по данным того же автора, весьма сильно варьирует в ряду приматов и не является достаточно четким филогенетическим показателем. Данные по ширине коры у низших приматов представлены в работах Ю. Г. Шевченко (1935) и Т. А. Беловой (1960). Ширина коры полей нижней теменной области у низших узконосых приматов колеблется от 1,5 до 2 мм. У павиана ширина коры полей 5 и 7 колеблется от 1,77 до 2,62 мм и полей 3, 1, 2 — от 1,77 до 2,3 мм.

Бок (1959) полагал, что средняя ширина коры закономерно связана с размерами тела животного. Эта связь выражается

следующей формулой: $\frac{P_1^{\frac{1}{6}}}{P_2^{\frac{1}{6}}} = \frac{t_1}{t_2}$, где P_1 и P_2 — вес тела, а t_1 и

t_2 — ширина коры сравниваемых животных разных видов. За среднюю ширину коры Бок принимал частное от деления объема коры на ее поверхность. Формула, предложенная Боком, по его данным является общей для всех млекопитающих, включая и человека. Он также нашел, что ширина коры обратно пропорциональна густоте расположения нейронов и прямо пропорциональна длине их дендритов. Поэтому в равных по диаметру, но разных (в зависимости от ширины коры) цилиндрах, вырезанных из коры, содержится примерно одинаковое число клеток (табл. 201).

Определения ширины коры большого мозга у лабораторных животных должны быть приняты во внимание при послойном

отведении электрических потенциалов. Нами проведено измерение ширины коры большого мозга собаки специально для разработки методики послойного отведения (табл. 202).

Суммируя сказанное в этой главе о количественном определении величины поверхности корковых областей, следует заключить, что в коре большого мозга выделяются зоны, отличающиеся между собой по особенностям развития в онтогенезе и филогенезе. Они отличаются между собой не только по структуре, но и по функциям. Так, наиболее интенсивно растущая зона включает области, которые преимущественно связаны со специфической человеческой нервной деятельностью (гнозис, праксис, речь, целенаправленная деятельность). В зону, стабильную по темпам роста, входят центральные поля анализаторов (двигательный, зрительный, слуховой, кожный). Наконец, в наиболее медленно растущую зону входят лимбическая и островковая области, связанные по преимуществу с вегетативными функциями. Видимо, эти три зоны являются наиболее важными подразделениями новой коры.

Использование количественных критериев относительно ширины коры и отдельных ее слоев в цитоархитектонических исследованиях встречает методические трудности, и цитоархитектоническое деление до настоящего времени основано только на визуальном определении соотношения между шириной слоев, густотой расположения и величиной корковых клеток в отдельных слоях. Эти трудности зависят от того, что ширина коры сама по себе, как это показал Бок, не определяет свойство коркового поля и не является его признаком.

Бок показал, что ширина коры тесно связана с общей ее конструкцией и взаимным расположением клеточных элементов, глии и сосудов.

Из геометрии известно, что изменение кривизны той или иной фигуры обязательно сопровождается изменением либо формы, либо величины, либо расположения составляющих ее элементов. Все цитоархитектонические исследования показывают, что ширина коры и соотношение между ее слоями резко меняется при переходе от вершины извилины к стенке и дну борозды. Соответственно изменению кривизны поверхности коры должны меняться форма, величина и относительное расположение нейронов, при сохранении относительного расположения и величины дендритов и нейритов, напротив, глиозные клетки и капилляры меняют только свое расположение при относительной сохранности формы и величины. Изменение кривизны коры влияет, таким образом, на толщину ее слоев, неизменным остается соотношение между объемами слоев на искривленной и неискривленной поверхности коры. Поэтому таксономическая ценность такого показателя, как «ширина коры» и особенно ее слоев, весьма невелика. Бок показал, что выделение подполей в

коре, основанное на изменении ширины коры при переходе к ост-
роконечным извилинам или на дне борозд, является ошибочным.

Однако из сказанного не следует, что ширина коры, ее слоев,
так же как и густота расположения клеток в них, лишена значе-
ния при классификации корковых полей. Как было показано
С. М. Блинковым (1938), при всей изменчивости ширины коры
и ее слоев в каждом поле соотношение между шириной слоев
данного поля и соседнего поля, расположенного в определенном
направлении, всегда во всех полушариях остается одним и тем
же. До настоящего времени не разработаны методики количест-
венных определений, которые принимали бы во внимание не
ширину поля (слоя) саму по себе, а соотношение с шириной
коры соседних полей. Подсчет по такой методике требует непре-
рывных определений на всем протяжении коры (от мозолистого
тела до борозды гиппокампа и от затылочного до лобного полю-
сов). Вследствие трудоемкости такой подсчет, по-видимому, вы-
полним только при помощи электронно-счетных устройств.

Глава XI

КОРА БОЛЬШОГО МОЗГА. РАЗМЕРЫ КЛЕТОК

§ 1. РАЗМЕРЫ КОРКОВЫХ КЛЕТОК У ВЗРОСЛОГО ЧЕЛОВЕКА

РАЗМЕРЫ КЛЕТОК

Размеры клеток всех цитоархитектонических полей коры большого мозга взрослого человека представлены в монографии Экономо и Коскинас (1925). Авторы обозначали размер клеток дробью, в которой числителем является длина клетки, а знаменателем ее ширина. По Экономо и Коскинас величина пирамидных клеток колеблется от $\frac{7}{5}$ до $\frac{120}{50}$ мк.

Авторы подразделяют клетки большого мозга на 5 категорий: гигантские, большие, средние, малые и карликовые (сверхмалые). Количественные соотношения между ними в каждом поле и слое отличаются своеобразием. Обширными данными Экономо и Коскинас о размерах клеток полей коры за 35 лет, прошедших со дня опубликования их труда, насколько нам известно, никто не пользовался, ибо в разных полях встречаются клетки одинаковых размеров, а достоверных данных о том, с какой частотой встречаются клетки определенного размера в каждом поле, авторы не приводят. Кроме того, авторы не дали точных размерных границ, выделенных ими категорий клеток. Поэтому клетки одного и того же размера оказываются «средними» в одном поле и «крупными» в другом.

Сведения о величине клеток в различных областях и полях коры большого мозга человека даны в исследованиях, проведенных в Институте мозга АМН СССР. В табл. 202, 203а, б приводятся выдержки из этих данных, которые дают представление о порядке величины клеток в разных слоях коры на парафиновых цитоархитектонических сериях срезов.

Приведем результаты нашего исследования (И. И. Глезер, 1959) размеров пирамидных клеток полей лобной и прецентральной областей у взрослого человека. Кусочки мозга заливали в целлоидин и полученные 25-микронные срезы окрашивали метиленовым синим по Леффлеру. В каждом слое и подслое измеряли 100 клеток. Данные измерений обрабатывали методом вариационной статистики (табл. 204).

На основании приведенных в таблицах данных мы подсчитали средний объем клетки коры большого мозга по формуле $\frac{1}{3}\pi R^2 H$ (где R — $\frac{1}{2}$ ширины клетки, а H — ее длина) (табл. 205). Форму корковой клетки мы условно принимали за правильный конус. Следует иметь в виду, что эти данные по объемам клетки весьма приблизительны, так как форма пирамидных клеток часто отклоняется от правильного конуса и может иметь каплеобразный или овоидный контур.

К. Ю. Резников (1962), применяя нашу методику (см. гл. I, § 10), измерил пирамидные клетки в некоторых полях коры большого мозга человека и также обработал полученные данные методом вариационной статистики (табл. 207). В работе приведены количественные данные по цитоархитектоническим полям 22 и 39.

СВЯЗЬ РАЗМЕРОВ КЛЕТОК С ТОПОГРАФИЕЙ КОРКОВЫХ ПОЛЕЙ У ЧЕЛОВЕКА

Как следует из приведенных таблиц, поля лобной доли образуют определенную последовательность по распределению размеров клеток. По направлению от центральной борозды к лобному полюсу длина пирамидных клеток постепенно увеличивается, а ширина несколько уменьшается. При «повороте» к полям 44 и 45 мы видим еще большее удлинение клеток, которое особенно характерно для крупноклеточных слоев III³ и V². Закономерное изменение размеров клеток в полях, последовательно располагающихся в определенном направлении, мы (И. И. Глезер) назвали «спектром размеров» корковых клеток.

Наличие спектра объясняется разными темпами роста пирамидных клеток в различных полях. Как показано Г. И. Поляковым (1937), до рождения фокус наиболее интенсивного роста находится в центральной части латеральной поверхности мозга.

После рождения, по нашим данным, наиболее интенсивный рост клеток наблюдается вблизи полюсов, и особенно он велик вблизи лобного полюса и в коре нижней лобной извилины (см. ниже). Именно эта смена темпов роста и приводит к «спектральному» распределению размеров клетки в полях лобной доли мозга.

ЗАКОН НОРМАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ КЛЕТОК РАЗЛИЧНОЙ ВЕЛИЧИНЫ И СТРУКТУРА КОРЫ БОЛЬШОГО МОЗГА ЧЕЛОВЕКА

Вопрос о форме распределения, т. е. о частоте, с которой встречаются клетки разных размеров в коре большого мозга, неоднократно поднимался рядом исследователей.

Бок (1938), Бонин (1937), Бруммелькамп и Веен (1941) показали, что форма кривой частотного соотношения размеров

клеток в коре многовершинна и поэтому отклоняется от нормального распределения. Хауг (1958), напротив, доказывал наличие именно нормального распределения клеток в коре большого мозга человека. Мы со своей стороны исследовали данный вопрос и присоединяемся к взгляду Хауга. Форма распределения в пределах слоя весьма близка к одновершинной кривой, характеризующей распределение Гаусса — Ляпунова. Нами подсчитаны теоретические значения частот размеров по формуле:

$$y = \frac{1}{\sigma \sqrt{2\pi}} \cdot e^{-\frac{(x-M)^2}{2\sigma^2}},$$

где y — численность размера;
 x — величина размера;
 σ — среднее квадратическое отклонение;
 M — средняя арифметическая величина.

Они не отличаются статистически от эмпирических значений. Статистически (методом χ^2) установлено отсутствие реальной разницы между эмпирической гистограммой распределения размеров клеток корковых полей лобной доли и соответствующими теоретическими значениями.

Удалось также показать, что существует значительная трансгрессия (перекрывание) частотно-размерных кривых в различных слоях коры. Иными словами, переход от слоя к слою и особенно от подслоя к подслою происходит не за счет появлений клеток иных размеров, а за счет частотного перераспределения тех же размеров (И. И. Глезер, 1956—1959).

Как общую черту всех внутрислойных распределений можно отметить, что минимальные линейные размеры клеток примерно в 2—3 раза меньше максимальных размеров. По-видимому, суждения Бока и Бонина об отсутствии в коре нормального распределения основаны на том, что оба эти автора подсчитывали среднюю арифметическую, имея в виду все корковые клетки, не разбивая кору на слои. Известно, что смешение даже двух нормальных распределений, которые статистически реально отличаются по средним арифметическим и мерой рассеяния, ведет к появлению ненормальных кривых с двумя вершинами или с уплощенной вершиной. Нами было показано, что каждый слой коры обладает характерной совокупностью размеров. Отсюда ясно, что смешение данных по различным слоям дает многовершинную кривую. Итак, распределение размеров корковых клеток подчиняется одному из самых распространенных законов теории вероятности — закону нормального распределения, который встречается в тех случаях, когда на какое-либо явление в живой или неживой природе действует бесчисленное множество независимых факторов, уравнивающих друг друга по частоте, силе и т. п. Такими факторами для нервной ткани, с на-

шей точки зрения.
 рецепторов к корк
 Наличие нормал
 зят вопрос о значе
 ни коры. По Аттл
 вероятностному при
 мозга, где имеется
 клетки слоя III в
 слоя IV и II, а клет
 Дендриты пирамид
 жание слою, а аксо
 Следовательно, и в
 действуют строго о

§ 2. РАЗМЕРЫ К

Этапы роста, с
 мидных клеток в о
 из авторов на мат
 1959 — см. табл. 20

После рождени
 ленной последоват

мидных клеток в р
 После рождени
 поля 4, 6 и 8, у ко
 наиболее близки

отличаются наиме
 отношению к ново

чаются меньшими
 венно большей с
 2,4 раза); III — п

размерами клеток
 ния клеток после

Следовательно
 поля, тем в больш

мер клеток и, на
 меньше степень у

Указанные тр
 темпов роста дл
 пирамидные кле

Корковые ос
 роста величины
 лях 4, 6 (I груп
 этапов сравни
 некоторые элем
 чем клетки вер

шей точки зрения, являются нервные импульсы, приходящие от рецепторов к корковым концам анализаторов.

Наличие нормального распределения размеров клеток ставит вопрос о значении вероятностных факторов для конструкции коры. По Аттли (Uttley, 1957) кора мозга построена по вероятностному принципу в противоположность другим отделам мозга, где имеется однозначный план строения и связей. Однако клетки слоя III в среднем всегда превышают размеры клетки слоя IV и II, а клетки слоя V в среднем больше клеток слоя VI. Дендриты пирамидных клеток всегда направляются в вышележащие слои, а аксоны в своей массе — в нижележащие и т. д. Следовательно, и в коре, наряду с вероятностными законами, действуют строго определенные, не случайные соотношения.

§ 2. РАЗМЕРЫ КЛЕТОК КОРЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ У ЧЕЛОВЕКА

Этапы роста, скорость изменения размеров и формы пирамидных клеток в онтогенезе были подробно исследованы одним из авторов на материале лобной доли (И. И. Глезер, 1958—1959 — см. табл. 207а, б и 208).

После рождения существенно меняются и притом в определенной последовательности соотношения между ростом пирамидных клеток в разных полях.

После рождения выделяются следующие группы полей: I — поля 4, 6 и 8, у которых размеры клеток ко времени рождения наиболее близки к размерам у взрослого и после рождения отличаются наименьшей степенью увеличения (1,3—1,7 раза по отношению к новорожденному); II — поля 9, 10, которые отличаются меньшими размерами клеток к рождению и соответственно большей степенью увеличения после рождения (1,7—2,4 раза); III — поля 45 и 44 характеризуются наименьшими размерами клеток к рождению и наибольшей степенью увеличения клеток после рождения (1,7—3,0 раза).

Следовательно, чем ближе к лобному полюсу располагаются поля, тем в большей степени увеличивается после рождения размер клеток и, наоборот, чем ближе к роландовой борозде, тем меньше степень увеличения размеров клеток.

Указанные три группы полей отличаются по соотношению темпов роста длины и ширины клеток в разных слоях. Поэтому пирамидные клетки каждой группы полей обладают своими характерными особенностями.

Корковые поля различаются между собой по особенностям роста величины клеток в верхнем и нижнем этаже коры. В полях 4, 6 (I группа) скорости роста клеток верхнего и нижнего этажей сравнительно мало отличаются друг от друга и даже некоторые элементы (клетки Беца) увеличиваются интенсивнее, чем клетки верхнего этажа, а в полях II и III группы скорость

роста клеток верхнего этажа значительно выше скорости роста клеток нижнего этажа.

Динамика роста клеток во всех полях лобной доли обладает рядом сходных особенностей, а именно с возрастом скорость роста клеток резко падает. Это падение скорости происходит волнообразно, т. е. наблюдаются периоды замедления и ускорения роста. Из вышесказанного следует, что после рождения имеются определенные переломные этапы в росте и развитии пирамидных клеток, эти переломные этапы наблюдаются в возрасте около 3 месяцев, около 2—3 лет и около 6—7 лет. Далее, на протяжении всего периода после рождения, наблюдаются очень высокие коэффициенты вариации размеров пирамидных клеток во всех полях лобной коры (от 12 до 36%). Максимальные значения коэффициентов вариации наблюдаются синхронно во всех полях и совпадают с указанными переломными этапами роста размеров клеток.

Наиболее высок коэффициент вариации в полях I группы (4, 6 и 8). В этих же полях коэффициент изменяется в онтогенезе больше, чем в других полях, в полях II группы (9 и 10) коэффициент вариации наиболее низок и меньше изменяется с возрастом. Наконец, поля III группы (45 и 44) занимают промежуточное положение по величине коэффициента вариации.

Шаде и Гронинген (Shade, Groeningen, 1962) определяли объем корковых клеток по формуле $\frac{1}{6}\pi ab^2$, где a — наибольший диаметр, b — наименьший диаметр тела клетки. В коре большого мозга (средняя лобная извилина) величина тела клетки в слое III возрастает от 240 мк^3 у новорожденного до 1040 мк^3 у взрослого, а в слое V — от 460 до 2505 мк^3 , а в слое IV — от 42 до 115 мк^3 .

По данным этих авторов наиболее быстрый рост корковых клеток происходит до 2 месяца жизни ребенка. После 2 лет рост клеток приостанавливается. По Шаде и Гронингену, размеры корковых клеток не достигают тех величин, которые приводятся нами (табл. 209), что связано с применением разных формул для вычисления объема клеток. Мы исследовали размеры пирамидных клеток, принимая их форму за правильный конус, а Шаде и Гронинген использовали формулу объема эллипсоида и не дифференцировали клетки на звездчатые и пирамидные. Такую дифференцировку они произвели только при измерении дендритов.

Шаде и Гронинген исследовали также рост и ветвление дендритов. Они производили измерение на гистологических срезах и рисунках. Вокруг каждого тела клетки вычеркивались концентрические окружности с расстоянием между ними в 25 мк . Эти окружности охватывали нейрон со всеми его отростками. Измерялось число дендритов, отходящих от тела клетки, число точек ветвления дендритов внутри зон, ограниченных окружно-

дендритов в 30 раз
дендритов. Очевидно, что
клетки отличаются
находится в среднем
пирамидных клеток после ро
в 2,5 раза больше, чем
у звездчатых клеток. На
несколько больше
отношения между ростом
важное значение для ф
дельных органов, так и
следует выделить дв
между ростом элементов
разных элементов. Э
ростом, но их удобнее рас
общей форме эти вопрос
что доказывал, что в лю
и целым в онтогенезе
часть, x — целое, b и k
на изогенные и ге
одинаковой для все
роста (гетерогенно
Дюбуа (1918), Ляпик (1
Гарт (1947), рассматрива
тела в онто- и в фил
индексы, при помощи
нефализации (см
Несколько иные задач
рост микроско
материалом для этих ис
По данным Ляпика
нервных клеток в
аллометрической
Аллометрия как поня
коррелятивного роста, и
организма сохраняют
С. М. Блинков

стями, число дендритных окончаний внутри каждой концентрической зоны. По данным авторов, общее число дендритов (1-го порядка) возрастает от новорожденного до 2 лет, а затем сохраняется неизменным до взрослого человека. Но число точек ветвления внутри зоны нарастает после рождения весьма значительно, вплоть до стадии взрослого. Так, для пирамидных клеток разветвленность дендритов увеличивается в 13,6 раза, а общая длина дендритов в 33 раза. Для звездчатых клеток эти параметры составляют соответственно 9 и 7,2. Следовательно, звездчатые клетки отличаются значительно менее интенсивным ростом дендритов. Очевидно, что увеличение общей длины дендритов не находится в прямой связи с их разветвленностью. У пирамидных клеток после рождения длина дендритов увеличивается в 2,5 раза больше, чем количество дендритных разветвлений, у звездчатых клеток, напротив, количество разветвлений увеличивается несколько больше, чем их длина.

Соотношения между ростом различных образований имеют существенное значение для формы, а следовательно, и функции как отдельных органов, так и всего организма в целом. В этой проблеме следует выделить две основные стороны: 1) соотношение между ростом элементов и целым, 2) соотношение между ростом разных элементов. Эти два вопроса тесно связаны друг с другом, но их удобнее рассматривать последовательно. В самой общей форме эти вопросы освещены Гексли (Huxley, 1932), который доказывал, что в любом организме соотношение между частью и целым в онтогенезе выражается формулой $y = bx^k$, где y — часть, x — целое, b и k — константы. Гексли разделил все органы на изогенные и гетерогенные, т. е. растущие со скоростью, одинаковой для всего организма, или с отличной от нее скоростью. $y = bx^k$ является формулой простейшего аллометрического¹ роста (гетерогенного).

Дюбуа (1918), Ляпик (Lapicque, 1907) и Снелл (Snell, 1891), Каунт (1947), рассматривая рост головного мозга относительно роста тела в онто- и в филогенезе, стремились найти определенные индексы, при помощи которых можно было бы установить уровень цефализации (см. гл. VI).

Несколько иные задачи ставили перед собой исследователи, изучавшие рост микроскопических структур нервной системы. Материалом для этих исследований служили в основном периферическая нервная система и спинной мозг.

По данным Ляпики (1907), Шэриффа (1953), Хауга (1958), рост нервных клеток в онтогенезе и в филогенезе подчиняется закону аллометрического роста.

¹ Аллометрия как понятие было введено Гексли (1932) и является синонимом коррелятивного роста, при котором между ростом органов и увеличением всего организма сохраняются одни и те же соотношения на всех этапах развития.

Один из нас (И. И. Глезер, 1961) сопоставил данные биометрического анализа роста пирамидных клеток коры лобной доли мозга человека с данными об увеличении объема головного мозга, начиная от новорожденного и кончая взрослым. Для сопоставления трех полей прецентральной и лобной областей (4, 10 и 44) вырезали кусочки коры, ориентируясь по карте Института мозга АМН СССР. Несмотря на то, что в неокортексе границы полей не совпадают с бороздами и топография полей чрезвычайно изменчива, на поверхности каждого полушария, как подчеркивал С. М. Блинков (1941), существуют такие участки коры (определяемые по строению борозд и извилин), которые всегда заняты одним и тем же полем. Так, задняя треть вершины задней поперечной височной извилины всегда занята полем 41, верхняя треть свободной поверхности передней центральной извилины — полем 4 и т. п.

Определение объема мозга мы производили на основании данных В. В. Бунака, В. Г. Штефко, Фирордта о весе мозга у детей различного возраста. Сопоставление динамики роста объема мозга и объема пирамидных клеток приводит к выводу, что от новорожденного до 18 лет объем пирамидных клеток коры увеличивается больше, чем объем мозга за тот же период.

Объем мозга увеличивается за этот период в 3,7 раза, а объем пирамидных клеток ■ разных полях от 4,4 до 12 раз.

Индекс $\frac{\text{объем клетки}}{\text{объем мозга}}$ от рождения до 2,5 лет заметно уменьшается, от 2,5 до 5,5 лет стабилен, а затем с 7 лет до 18 лет резко увеличивается.

В табл. 210 сопоставлены логарифмы объемов клеток и логарифмы объема мозга ■ онтогенезе. Очевидно, что логарифмы объемов мозга и соответствующих пирамидных клеток связаны друг с другом уравнением параболической линии $\lg y = b \lg x + c \lg x^2$, где y — объем клетки, x — объем мозга, b и c — константы. Связь между объемом мозга и объемом пирамидных клеток выражается формулой: $y = bx^k$, где y — объем пирамидной клетки, x — объем головного мозга, а k является величиной, закономерно изменяющейся на протяжении постнатального онтогенеза. Особенно заметное увеличение k происходит после 7 лет, когда рост объема мозга почти прекращается, а размер пирамидных клеток продолжает увеличиваться (табл. 211).

Из табл. 210 заметно, что k имеет примерно один и тот же порядок по величине в подслоях V^2 и III^3 в разных полях.

Из таблиц видно, что рост самых крупных (пирамиды Беца) и рост самых мелких (клетки слоя II) элементов коры идет также быстрее, чем рост объема мозга. Показатель k для слоя II значительно меньше, чем для подслоев III^3 и V^2 , а для пирамид Беца, напротив, значительно больше. Это и понятно, если

учесть, что величина клеток в перечисленных слоях и подслоях отличается очень значительно.

Из представленного материала следует, что $y_1^{\frac{1}{k}} = y_{II}^{\frac{1}{k}} \dots = y_{VII}^{\frac{1}{k}}$,

где y_1 — y_{VII} — величина клеток в каждом из семи слоев, а $1/k$ — обратная величина показателя роста каждого слоя. Эту формулу можно выразить следующим образом: $A^7 = B^5 = C^4$, где A — объем клеток слоя II, B — величина клеток подслоев V^2 и III^3 , а C — величина пирамид Беца.

Следовательно, величины клеток какой-либо пары слоев связаны между собой формулой: $y_1 = \sqrt[k]{y_{II}^{\frac{1}{k}}}$.

Приведенные факты нуждаются в некотором объяснении. Прежде всего обращает на себя внимание тот факт, что форма графика, отражающего возрастные изменения индекса $\frac{\text{объем клеток}}{\text{объем мозга}}$ является обратной форме графика, отражающего изменения индекса церебрализации Рогинского в онтогенезе.

Следовательно, соотношение между ростом мозга и ростом тела является обратным соотношению между ростом клетки и ростом мозга.

Из нашего материала следует, что рост объема пирамидных клеток проходит через 3 принципиально разные фазы. Эти три фазы роста: отрицательно гетерогенного (когда скорость роста клеток меньше скорости роста мозга), изогенного (когда обе скорости равны) и положительно гетерогенного (когда скорость роста клеток превышает скорость роста мозга), с нашей точки зрения, отражают три разных этапа в формировании системы связей как внутрикорковых, так и корково-подкорковых. Отрицательно гетерогенная фаза объясняется усиленным ростом отростков нервных клеток, образующих между собой многочисленные связи (Г. И. Поляков, 1961). Именно усиленным ростом дендритов нервных клеток следует объяснить тот факт, что плотность расположения клеток в коре уменьшается главным образом до 2—3 лет (И. И. Глезер, 1958). Разумеется, это уменьшение плотности является следствием нескольких параллельно идущих процессов (рост глии, сосудов), но главной его причиной является рост и ветвление отростков нервных клеток (см. выше данные Шаде и соавт.).

Скорость роста тел пирамидных клеток до 2—3 лет также больше скорости их роста в более поздних сроках онтогенеза, однако по сравнению с отростками они увеличиваются в этом периоде более медленно. Именно в первые 2,5 года после рождения происходят основные процессы формирования высшей нервной деятельности.

На следующей фазе — изогонии на фоне общего падения скорости роста нейронов — темпы роста клеток и их отростков

уравниваются в связи с завершением формирования основных связей, обеспечивающих замыкательную функцию коры. К началу фазы положительно-гетерогенного роста корковых клеток (т. е. около 5,5—7 лет) общий размер мозга достигает уже величины взрослого мозга (Бойд, В. В. Бунак, Фирордт, В. Г. Штефко и др.) и, как известно, в основном завершается рост отростков нервных клеток. Конечно, и в дальнейшем возможно образование тонких, концевых разветвлений дендритов, образование вторичных и третичных коллатералей аксонов, но основные связи уже образованы. В то же время рост тел корковых клеток еще продолжается. Наиболее вероятной причиной этого позднего роста клеток является потребность в усиленной трофике сильно развитых отростков нервных клеток.

Из наших данных следует, что связь между ростом пирамидных клеток разных слоев и ростом мозга выражается формулой аллометрической зависимости. Из работ Гексли (1932), Дюбуа (1916), Я. Я. Рогинского (1933), Е. М. Вермея (1935), И. И. Шмальгаузена (1935), Каунта (Caunt, 1947) следует, что в живом организме вообще преобладают степенные зависимости между целым и частью.

Биологическая структура является сложно организованной системой, которая не может быть представлена простой суммой своих частей. Степенная зависимость выражает тот факт, что в организме небольшие по своей величине изменения одних отделов коррелируют с весьма значительными изменениями других отделов.

§ 3. РАЗМЕРЫ КЛЕТОК КОРЫ В СРАВНИТЕЛЬНОАНАТОМИЧЕСКОМ РЯДУ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

РАЗМЕР КЛЕТОК У ВЗРОСЛЫХ ЖИВОТНЫХ

Исследование количественного распределения размеров клеток коры головного мозга с применением методов математической статистики впервые провел Бонин (1938). Автор рассматривает вопрос о количественной характеристике поля 4 у трех приматов: капуцина, оранга и человека, а в работе 1939 г. — для полей 17 и 18 в том же ряду приматов. В первой части работы Бонин дает среднюю величину и вариабильность ядер суммарно по всем слоям полей 17 и 18 (табл. 212).

Исходя из приведенных данных, Бонин делает несколько выводов: 1) все статистические кривые распределения объемов ядер отличаются от нормального распределения; 2) при переходе к более высокоорганизованным животным (от капуцина к человеку) вариабильность размеров ядер уменьшается в полях 17 и 18; 3) у всех приматов ядра в поле 17 мельче, чем в поле 18, и эта разница увеличивается от капуцина к человеку.

По поводу результатов
следует заметить, что на
ставляя данные по их от
слоям вместе. В табл. 212
размеры гигантских звезд
разных клеток Мейнер
соя III³ в затылочной об
Из табл. 213 следует
мало варьируют по ве
ряду; пирамидные клетки
человека к капуцину, ка
ношение между размер
обычных клеток остается
При сопоставлении ко
в полях 4 и 17 оказалось
пуцина к человеку, а в п
противоположные тенден
полей Бонин объясняет
полю 4 в филогенезе ста
рованным рецептором.
Величина гигантских
которым авторам, предс
клеток Беца у разных ж
Бродманн (1909) привод
щих от человека до лет
твердого критерия для
имеется, поэтому в лит
вые данные об их абсо
мическом ряду. Лассек
Беца клетки, имевшие
Исследование Л. Л
тельноанатомическом
пирамид Беца от низш
Автор связывает разм
ции (тип движения).
клетками Беца, за ни
лишь затем грызуны.
тела животного, обла
приматы, напротив, у
их по величине клет
позволяют полностью
корковых клеток и
Бонин также на
объема ядер клеток
служить индексом
растет в ряду прима

По поводу результатов, приведенных в исследовании Бонина, следует заметить, что надлежащую характеристику величины клеток (или ядер) в разных полях коры можно получить, сопоставляя данные по их отдельным слоям, а не суммарно по всем слоям вместе. В табл. 212, заимствованной у Бонина, приводятся размеры гигантских звездчатых клеток Кахаля, солитарных пирамидных клеток Мейнерта и больших пирамидных клеток под-
слоя III³ в затылочной области большого мозга.

Из табл. 213 следует, что гигантские звездчатые клетки мало варьируют по величине в сравнительноанатомическом ряду; пирамидные клетки Мейнерта в поле 17 уменьшаются от человека к капуцину, как и обычные пирамидные клетки; соотношение между размером гигантских пирамидных клеток и обычных клеток остается постоянным у всех приматов (1:4).

При сопоставлении коэффициентов вариации размеров ядер в полях 4 и 17 оказалось, что в поле 17 они уменьшаются от капуцина к человеку, а в поле 4 наблюдается их увеличение. Эти противоположные тенденции в видовом развитии 4-го и 17-го полей Бонин объясняет тем, что поле 17 в противоположность полю 4 в филогенезе становится все более и более специализированным рецептором.

Величина гигантских клеток Беца поля 4 у человека, по некоторым авторам, представлена в табл. 214. Линейные размеры клеток Беца у разных животных сопоставлялись рядом авторов. Бродманн (1909) приводит величину клеток у ряда млекопитающих от человека до летучей мыши (табл. 215). Характерно, что твердого критерия для выделения клеток Беца по существу не имеется, поэтому в литературе встречаются очень противоречивые данные об их абсолютных размерах в сравнительноанатомическом ряду. Лассек и Уитли (1945) принимали за пирамиды Беца клетки, имевшие площадь сечения не меньше 800 мк².

Исследование Л. Л. Каплан (1952) показало, что в сравнительноанатомическом ряду млекопитающих нарастает размер пирамид Беца от низших представителей к высшим (табл. 216). Автор связывает размер клеток Беца с особенностями локомоции (тип движения). Приматы обладают наиболее крупными клетками Беца, за ними следуют хищные, далее копытные, а лишь затем грызуны. Копытные, несмотря на большие размеры тела животного, обладают малыми размерами пирамид Беца, а приматы, напротив, уступая им по величине тела, превосходят их по величине клеток Беца. Однако данные Л. Л. Каплан не позволяют полностью исключить зависимость между объемом корковых клеток и размерами тела.

Бонин также нашел (табл. 217), что в поле 4 отношение объема ядер клеток Беца к объему ядер обычных клеток может служить индексом высоты организации, так как это отношение растет в ряду приматов.

Лассек и Уитли (Lassek, Wheatley, 1945) исследовали величину пирамидных клеток Беца (поле 4) в сравнительно анатомическом ряду приматов и показали, что средняя площадь сечения клеток Беца у паукообразной обезьяны (*Ateles*) составляет 500—2700 мк^2 , у макака (*Macacus sp.*) — 600—3000 мк^2 , у шимпанзе — 800—3960 мк^2 , а у человека — 900—4100 мк^2 .

Шэрифф (Shariff, 1953) вычислил у приматов средний объем корковых клеток в эуламинарной коре (лобная, теменная и височная области), агранулярной коре (прецентральная область) и кониокортикальной коре (затылочная область, постцентральная и поле 41 височной области) (табл. 218). Из таблицы следует, что размер корковых клеток в сравнительном ряду приматов заметно нарастает. Это увеличение неодинаково в разных районах коры. Так, от долгопята до человека объем клеток в эуламинарной коре увеличивается в 3 раза, в агранулярной коре в 4,3 раза, а в кониокортикальной коре в 2,6 раза. Естественно, что в том же ряду нарастает разница между областями коры по объему корковых клеток. Так, у долгопята объем клеток в агранулярной коре в 1,7 раза превышает объем клеток в кониокортикальной коре и в 1,1 раза превышает объем клеток в эуламинарной коре. У человека объем клеток агранулярной коры в 4,3 раза больше, чем в кониокортикальной коре, и в 1,5 раза больше, чем в эуламинарной.

РАЗМЕР КЛЕТОК КОРЫ В ОНТОГЕНЕЗЕ У ЖИВОТНЫХ

Исследования, проведенные на белых мышах, крысах и морских свинках (Сугита — Sugita, 1918; Петерс и Флекснер — Peters, Flexner, 1956), показали, что рост нейронов в онтогенезе сопровождается уменьшением плотности их расположения. Иными словами, с ростом тела нейрона изменяется объем его клеточной территории. Последний термин введен Шоллом и Боком на основании анализа структуры коры грызунов и хищных (см. гл. II). Клеточная территория определяется как участок коры большого мозга, занимаемый одним нейроном со всеми его дендритами.

Изменение величины различных компонентов зрительной коры у белой мыши исследовал Хаддара (Haddara, 1957) (табл. 219). Автор использовал мозг двух животных для характеристики каждого возраста, пользуясь фиксацией в жидкости Буэна, заливкой в парафин, окраской галлоцианином. У каждого животного было сделано по 25 определений объема зрительной коры, количества клеток в единице объема и их размеров.

Объем клеток подсчитывали по формуле эллипсоида: $V = \frac{4}{3} \pi a b$, где a и b — полуоси эллипсоида.

Из таблицы видно, что у белой мыши рост нейронов затухает к 17-му дню. Пространство между нейронами у взрослого достигает 90% клеточной территории. В более поверхностных слоях коры плотность расположения клеток уменьшается с возрастом больше, чем в более глубоких слоях.

Более интенсивное развитие верхнего этажа коры по сравнению с нижним согласуется с тем, что в нем происходит более интенсивный рост дендритов и аксонов (Петерс и Флекснер — Peters, Flexner, 1946), а также согласуется с представлениями Г. И. Полякова (1961) о более длительном и сложном ходе развития клеток верхнего этажа по сравнению с клетками нижнего этажа.

Рост коры большого мозга у белой крысы исследовал Дональдсон (1937). Автор приводит линейные размеры клеток и их ядер (табл. 220) без указания корковых полей (в каждом возрасте исследовали двух животных). Как видно из табл. 220, рост корковых клеток у крысы, как и у белой мыши, прекращается к 17—20-му дню жизни, а наиболее интенсивный рост происходит до 7—10 дней жизни. Вес мозга крысы увеличивается от новорожденного до 20 дней жизни в 4,2 раза, а диаметр клеток коры и их ядер в слое III всего в 1,8 раза и в слое V в 1,65 раза. Плазменно-ядерное отношение в слоях III и V остается постоянным после рождения и составляет в слое III — 1,2, а в слое V — 1,27 (имеется в виду соотношение наибольших диаметров).

По Бриззи и Джейкобсу (Brizzee, Jacobs, 1959) объем клеток соматосенсорной коры белой крысы увеличивается от рождения до 5-го дня жизни от 720 до 1095 мк^3 , а густота расположения клеток падает от 2880 в 0,01 мм^3 до 910 в 0,01 мм^3 . Коэффициент Экономо (ГК) увеличивается от 4,8 до 10,1. Густота расположения глиальных клеток за этот же период возрастает от 450 до 640 в 0,01 мм^3 . Соответственно глиальный индекс увеличивается за этот же период от 0,16 до 0,71. У кошки объем клеток теменной коры возрастает от новорожденного до взрослого от 328 до 825 мк^3 . При этом ядро клетки увеличивается от 234 до 316 мк^3 , а цитоплазма — от 133 до 508 мк^3 . Густота расположения нейронов уменьшается от 3130 до 660 в 0,01 мм^3 , а коэффициент Экономо увеличивается от 9,7 у новорожденного до 184 у половозрелой кошки.

Итак, размер корковых клеток после рождения у крысы и мыши увеличивается в 1,5—2 раза, а у кошки в 2,5 раза. В то же время густота расположения клеток уменьшается у крысы в 3 раза, а у кошки в 5 раз.

Исходя из величины коэффициента Экономо, следует сделать вывод, что клеточная территория у крысы возрастает в 2 раза, а у кошки — в 20 раз. Отсюда можно заключить, что у высокоорганизованных млекопитающих после рождения происходит более интенсивный рост дендритных и аксонных разветвлений

корковых клеток по сравнению с более низкоорганизованными животными. В то же время разница по возрастанию размеров тел клеток между указанными группами незначительна.

§ 4. РАЗМЕРЫ КЛЕТОК И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ КОРЫ МОЗГА

В литературе имеются противоречивые взгляды о связи между размерами нервных клеток и их функцией и о факторах, определяющих эти размеры. Относительно нервных клеток периферической нервной системы и, в частности, нейронов межпозвоночных ганглиев установлено с достаточной достоверностью, что их размеры зависят от размеров тела животного. Леви (Levi, 1908, 1915) исследовал 20 видов млекопитающих и установил, что средняя величина клетки спинального ганглия прямо пропорциональна размерам тела животного; так, у быка поперечный размер клетки составляет 104 мк, у свиньи — 84,2 мк, у собаки — 72,4 мк, у кролика — 54,2 мк, у мыши — 37,2 мк, у землеройки — 26,5 мк. В онтогенезе, по данным Леви и его ученика Буссака (Bussaca, 1920), рост тела нейрона спинального ганглия следует за ростом его отростков и прекращается очень поздно, только после окончания роста всего организма (у человека после 30 лет). Для коры головного мозга указанная закономерность хотя и имеет место, но усложняется рядом сопутствующих явлений. Нарастание размеров корковых нейронов в сравнительно-анатомическом ряду иллюстрирует табл. 221 (Бризи и Джейкобс — Brizzee, Jacobs, 1959; Шэрифф — Shariff, 1953).

Чем крупнее животное, тем крупнее клетки коры. Однако при переходе от шимпанзе к человеку объем нейрона увеличивается в среднем в 2 раза, а вес тела — всего в 1,28 раза. Уменьшение веса тела у игрунки и долгопята до 200—300 г приводит к сравнительно малому уменьшению корковых клеток. У кошки при весе тела 1,5—2,5 кг объем коркового нейрона равен 8,25 мк³ — почти так же, как у шимпанзе.

Следовательно, корреляция между тотальными размерами тела животного и размерами корковых нейронов имеет место, но эта связь не линейна (см. гл. X) и также подчиняется закону аллометрического роста. Еще сложнее вопрос о связи физиологических особенностей корковых клеток с их размерами. Подробные исследования Шолла (Sholl, 1956) показали, что величина дендритных разветвлений связана с размерами тела клетки, но и эта связь нелинейна. Так, у пирамидной клетки двигательной коры кошки с объемом перикариона, равном 700 мк³, длина дендритов равна 2468 мк, а у клетки того же типа, но с объемом перикариона, равным 1060 мк³, длина дендритов составляет всего 2205 мк. Подобные соотношения имеются и среди звездчатых клеток. Бок (1959) показал, что величина клетки связана не с

общей длиной дендритов, а с количеством их ветвей, т. е. чем разветвленное дендритное «древо», тем крупнее данная клетка.

Представления о тесной связи величины нервной клетки с типом ветвления и распространения ее аксона в настоящее время не подтверждаются. Так, повреждение руброспинального тракта на одном и том же уровне спинного мозга приводит к ретроградной дегенерации как крупных, так и мелких клеток красного ядра. Следовательно, и крупные и мелкие клетки красного ядра дают аксоны одинаковой длины (Помпейано и Бродал, 1957). По данным Т. А. Леонтович (1954), Г. П. Жуковой (1951), Е. Г. Школьник-Яррос (1954), среди длинноаксонных клеток в коре и в ближайшей подкорке встречаются клетки как крупные, так и мелкие. Группировка образований головного мозга по размерам клеток, чередование мелкоклеточных и крупноклеточных слоев коры, мелкоклеточных и крупноклеточных ядер подкорковых формаций, наконец, определенные соотношения между крупно- и мелкоклеточными элементами внутри того или иного образования наталкивают на мысль об особом значении размера нервной клетки для функции нервной системы.

В настоящее время наибольшим распространением пользуется точка зрения, по которой крупноклеточные слои коры являются по преимуществу эфферентными, а мелкоклеточные — афферентными. Действительно, в периферической нервной системе крупные и гигантские элементы стоят на «выходе» из того или иного образования, а мелкие клетки располагаются на «входе» или участвуют в переключательных механизмах (см. гл. III, «Спинной мозг»). Однако в коре головного мозга эти соотношения намного сложнее, поскольку вся кора в целом является афферентной и переключательной структурой. Тем не менее многочисленные нейроморфологические и нейрофизиологические исследования показывают, что основные афферентные пути от специфических образований подкорки приходят в мелкоклеточные слои II и особенно IV (Г. И. Поляков, 1960; Поляк — Poliak, 1932, и др.). В то же время показано, что крупноклеточные слои (V и VI) являются основными источниками эфферентов коры. Однако неспецифические афференты, как показал Бродал и др., распространяются по всему поперечнику коры, а большинство мелкоклеточных элементов в слое IV имеет длинный аксон, т. е. обладает способностью передавать сигналы транскортикально и субкортально.

Мелкоклеточность и крупноклеточность коры в их крайних вариантах являются специальной характеристикой корковых концевых различных анализаторов. Так, пылевидная (кониокортикальная) кора является специфическим признаком центральных областей слухового, зрительного и кожного анализаторов. В то же время наиболее крупноклеточная (агранулярная) кора является корковой зоной двигательного анализатора. Следовательно,

КОРА БОЛЬШОГО МОЗГА. КОЛИЧЕСТВО КЛЕТОК

§ 1. КОЛИЧЕСТВО КЛЕТОК В КОРЕ БОЛЬШОГО МОЗГА ЧЕЛОВЕКА

Методические трудности позволяют говорить лишь о порядке, а не о точном количестве корковых нейронов.

Исключая Мейнерта, большинство исследователей, в том числе и современные, исчисляют корковые клетки в миллиардах (табл. 222). В обоих полушариях количество клеток колеблется от 16 до 18 млрд. По Экономо — 14 млрд., из них 6 млрд. — зернистых (т. е. мелких клеток), а 8 — средних и крупных.

По Хаугу (1959), в коре большого мозга человека содержится в обоих полушариях 16,5 млрд. клеток. Из них малых пирамидных и зернистых — 31,5%, средних пирамидных — 29,3%, крупных пирамидных — 4,6%.

Количество клеток в зрительной коре человека по вычислениям равно 538 300 000 (И. И. Глезер), у мартышки — 145 285 414 (Чоу и др., 1950), у крысы — 654 900 (Лэшли — Lashly, 1932). И. И. Глезером (1960, 1962) было проведено подробное количественное исследование корковых элементов в различных полях коры головного мозга человека, входящих в корковые концы внешних и внутренних анализаторов. Результаты представлены в табл. 223.

При рассмотрении табл. 223 бросается в глаза очень большая разница между количеством клеток в различных полях неокортекса. В центральном поле зрительного анализатора (поле 17) в 16 раз больше клеток, чем в центральном поле слухового анализатора (поле 41), и в 10 раз больше клеток, чем в центральном поле двигательного анализатора (поле 4). Следовательно, центральное поле зрительного анализатора значительно превосходит центральные поля остальных анализаторов человека по количеству действующих элементов. Этот факт можно объяснить по крайней мере с двух точек зрения — эволюционно-экологической и чисто физиологической. Как известно, зрительный анализатор в эволюции приматов и в их экологии имел и

имеет решающее значение (Я. Я. Рогинский и М. Г. Левин, 1955; М. Ф. Нестурх, 1934, и др.).

По данным некоторых авторов у человека количество информации, проходящей через зрительный канал, в десятки раз превосходит соответствующее количество, поступающее через слуховой канал.

Рассмотрим соотношение между количеством клеток в различных корковых слоях некоторых полей лобной, височной, прецентральной и затылочной областей (табл. 224).

В полях 4, 6, 8, 9, 10 и 44 в верхнем этаже коры находится 55%, а в нижнем — 45% всех клеток, а в полях 3, 1, 41, 18 и 17 в верхнем этаже — 67,2%, а в нижнем — 32,8%.

В полях кожного и двигательного анализаторов больше всего клеток находится в слое III, в слуховом анализаторе число клеток в слоях III и IV примерно одинаково, а в зрительном анализаторе относительно больше всего клеток в слое IV.

Этот факт позволяет предположить о значении количества клеток в разных слоях для деятельности анализатора. Так, в зрительном анализаторе, по-видимому, основное значение имеет анализ импульсов на «входе» в кору, вследствие чего резко возрастает относительное число клеток слоя IV в поле 17. С другой стороны, возможно, что в этом поле возникает меньше ассоциативных волокон. В то же время периферические поля зрительного анализатора, в частности в поле 18, где относительное число клеток в слое III достигает 47%, имеют большее отношение к ассоциативным процессам.

Двигательный и кожный анализаторы в процессе своей деятельности образуют ассоциационные связи с очень большим количеством корковых образований, очевидно, в связи с тем, что для совместной координации движений необходима информация от многих анализаторов.

Корковые концы названных анализаторов отличаются не только по количеству входов и ассоциативных элементов, но и по количеству выходных элементов. В корковом конце двигательного анализатора относительное число элементов в слое V в 2 раза больше, чем в кожном и зрительном анализаторах, и приблизительно в 1½ раза больше, чем в слуховом анализаторе. Двигательный анализатор отличается от других анализаторов мощностью эффекторных путей.

Различные поля отличаются между собой по количеству клеток в слое VI. Со времен Кахала этот слой принято считать единым для всей коры как по составу, так и по количеству клеток. На нашем материале обнаружилась значительная разница между полями разных анализаторов по относительному количеству клеток слоя VI. Наибольшее количество клеток в этом слое находится в поле 17 (32%), а наименьшее — в поле 3

(5,8%). Большое количество клеток наблюдается в этом слое также в двигательном и слуховом анализаторах (20—24%).

Как показано работами Шолла (1956), Е. Г. Школьник-Ярроса (1960), VI слой богат клетками с возвратными коллатералями или даже аксонами, идущими вверх к слою I и оканчивающимися там.

Подобные же факты обнаружены Сентаготай (1961) при послойной декорткации. По-видимому, элементы слоя VI обеспечивают замыкание кольцевых путей, т. е. образуют морфологическую основу внутрикорковых обратных связей, обеспечивающих, с одной стороны, контроль, а с другой — длительную циркуляцию импульсов в вертикальном разрезе коры. Посредством электрофизиологического эксперимента М. Я. Рабиновичем (1962) также показано, что клетки слоя VI передают импульсы в верхние слои коры. Наряду с этим клетки слоя VI посылают сигналы по ассоциативным, комиссуральным и проекционным путям.

Преобладание количества клеток в слое VI в поле 17, таким образом, может быть связано с большим развитием такой возвратной циркуляции. Может быть, именно этими многочисленными обратными связями, наряду с большим количеством афферентных элементов, объясняется информационная емкость зрительного анализатора приматов и в том числе человека.

Особенно большое значение мы придаем соотношению между количеством клеток в слоях II+IV и количеством клеток слоя V и VI. Это соотношение, или индекс, до некоторой степени отражает соотношение между афферентной (входной) частью поперечника коры и эфферентно-ассоциативной частью. По этому индексу двигательный анализатор резко отличается от остальных анализаторов, так как в нем афферентная часть составляет всего 23% от эфферентно-ассоциативной. В то же время в слуховом, кожном и особенно в зрительном анализаторах афферентные элементы либо равны, либо заметно превышают количество эфферентно-ассоциативных элементов (индекс составляет 73—126%).

Надо полагать, что для анализа и синтеза специфической информации большое значение имеет количественное соотношение между входными и выходными каналами мозга.

§ 2. ПЛОТНОСТЬ РАСПОЛОЖЕНИЯ КЛЕТОК В КОРЕ БОЛЬШОГО МОЗГА ЧЕЛОВЕКА

ВЗРОСЛЫЙ ЧЕЛОВЕК

Плотность расположения клеток подробно исследовалась и в связи с определением Grauzellkoeffizient (коэффициент Экономо, см. ниже). Однако этот параметр имеет и самостоятельное

значение, так как «населенность» коры является одной из важнейших онто-филогенетических переменных, тесно связанных со структурой коркового поля. У человека среднее число корковых клеток в $0,001 \text{ мм}^3$ равно 48 (только для новой коры). Однако этот показатель изменяется по областям и слоям коры. В гомотипической коре в $0,001 \text{ мм}^3$ находится 29 клеток, в агранулярной — 18,2, а в кониокортикальной — 97,2 (Шэрифф — Shariff, 1953).

По нашим данным (И. И. Глезер, 1959), имеется отчетливая разница между корковыми полями по густоте расположения клеток (табл. 225).

В среднем количество клеток в $0,001 \text{ мм}^3$ по всем изученным полям равно $57,6 \pm 6,4$, при квадратическом отклонении 21,1 и коэффициенте вариации 30%. Следовательно, по нашим данным, среднее количество клеток в единице объема несколько выше по сравнению с результатами Шэриффа (1953) по агранулярной, кониокортикальной и эуламинарной коре¹.

Довольно близкие к нашим цифрам указывает Шлоте (Schlote, 1959, табл. 226). Плотность расположения клеток в значительной мере связана с развитием их дендритов. Эволюция нейронов происходит как путем увеличения воспринимающей поверхности клетки, которое можно обозначить термином «дендритизация», так и путем развития ответвлений аксона клетки, которое можно обозначить термином «аксонизация». Эти две стороны эволюции нейронов характерны для всех формаций нервной системы, и преобладание развития тех или иных отростков является характерным признаком нейронов различных образований.

Центральная борозда является границей, от которой наблюдается непрерывное и ступенеобразное увеличение густоты расположения клеток по направлению к лобному полюсу полушария мозга. В задней половине коры больших полушарий имеются три очага с очень плотным расположением клеток, а именно: постцентральная, затылочная и височная области. Пространство между этими областями занято формациями, обладающими гораздо менее плотным расположением клеток.

Таким образом, можно сказать, пользуясь терминологией Шолла и Бока, что клеточные территории являются максимальными в прецентральной области мозга. Действительно, работы Г. И. Полякова и Г. П. Жуковой (1949, 1954) показывают, что нейроны полей 4 и 6 отличаются наиболее развитыми дендритными стволами. Мы склонны думать, что именно эта «разма-

¹ Эти расхождения зависят, видимо, от разных методик (Шэрифф применял метод Чокли, а мы подсчитывали клетки проекционным способом накалывания). Кроме того, нужно иметь в виду и большую индивидуальную вариабельность в плотности расположения клеток.

шистость» дендритов обуславливает редкое расположение клеток в полях 4 и 6. Мощное развитие дендритов в коре прецентральной области, по-видимому, следует прежде всего объяснить конвергенцией импульсов от многих анализаторов в двигательной коре. Сильно развитый дендритный аппарат корковых нейронов двигательного анализатора обеспечивает одновременное поступление большого количества импульсов.

Увеличение густоклеточности в полях 17, 18 и 19 (затылочная область) по сравнению с прецентральной областью говорит об ином типе связей зрительного анализатора. Большая плотность расположения клеток в зрительной коре, которая обусловлена относительно более слабым развитием дендритов и, следовательно, преобладанием аксосоматических связей (особенно в слое IV), связана с мощными подкорковыми афферентными проекциями, обеспечивающими дискретность анализа.

Впервые показатель $GZ = \frac{\text{Объем серого вещества}}{\text{Объем тела нервных клеток}}$ был введен в литературу Экономо в 1925 г. Этот коэффициент (GZ) должен, по мнению Экономо, характеризовать соотношение между сосудистой, волокнистой и глиальной частью коры, с одной стороны, и собственно нервными клетками, с другой. По Экономо, GZ для коры мозга человека равен 27, т. е. на один объем нервных клеток приходится 27 объемов межучной субстанции.

По Хаугу (Haug, 1957) GZ у человека равен 69,5 (72,4—66,7), а по Шэриффу (1953) для гомотипической коры — 21, для агранулярной — 22, а для кониокортекса — всего 12.

По Ребхану (Rebhan, 1956), GZ в различных областях коры колеблется от 42,4 в аллокортексе до 50 и 80 в полях лобной области 44 и 45 (табл. 227).

По Хаугу (1959) GZ в поле 8 лобной области равен 97, а в поле 17 затылочной области — 47. В поле 8 GZ наиболее высок в слое I и наиболее низок в слое IV, а в поле 17 — в слое VIa, (табл. 228).

Густота расположения клеток обратно пропорциональна коэффициенту Экономо (GZ). Однако последний зависит не только от густоты расположения клеток, но и от их величины (объема). Видимо, этим и объясняется малое отличие между слоями III и IV по величине GZ , так как величина клеток в слое III сочетается с редким их расположением, а в слое IV большая густота клеток совмещается с их малой величиной.

ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ЧЕЛОВЕКА

До и после рождения в коре мозга человека происходит интенсивный процесс уменьшения густоты расположения клеток. В раннем внутриутробном периоде (до 6 лунных месяцев)

густота расположения клеток изменяется главным образом в связи с миграцией клеток из матрикса в кору мозга (Г. И. Поляков, 1937).

В позднем внутриутробном периоде и особенно после рождения основной причиной уменьшения густоты расположения клеток является рост афферентных связей клеток и опорно-трофического аппарата коры (глия, сосуды).

В литературе имеется сравнительно мало сведений об изменении густоты расположения клеток в коре у человека с возрастом.

Из наших данных следует, что скорость уменьшения густоты расположения клеток в коре закономерно снижается с возрастом (табл. 229). При этом скорость снижения густоты расположения клеток в полях 8, 9, 10 и 44 значительно больше, чем в полях прецентральной области (поля 4 и 6). В полях 4 и 6 густота расположения клеток уменьшается до 12 лет, а в полях лобной области — только до 2,5 лет. Иными словами, в полях, находящихся ближе к лобному полюсу, густота расположения клеток уменьшается в течение более короткого промежутка времени, а в полях прецентральной области это уменьшение происходит в течение более продолжительного времени.

В полях 4 и 6 от новорожденного до взрослого количество клеток в единице объема коры уменьшается в 2,5—4,5 раза, а в полях 8, 9, 10 и 44 оно уменьшается всего в 1,7—2,5 раза.

В литературе опубликованы также исследования позднего онтогенеза, когда процессы прогрессивной дифференцировки и роста уступают место процессам старения. Броуди (Brody, 1955) подсчитывал количество клеток в одной и той же площади препарата коры большого мозга человека у новорожденного, 18-летнего, 45 и 95-летнего. Величина указанного участка препарата равна $0,09 \text{ мм}^3$ (при толщине среза 10 мк).

Автор отказался от общепринятого деления коры на поля и отметил исследованные участки квадратами. Фактически он исследовал поле 4 (квадраты А, В, С); поля 3, 1 (квадраты Е, V, Н); поле 21 (квадрат К) (см. табл. 230).

Таким образом, за период от новорожденного до 18 лет густота расположения клеток в поле 4 уменьшается в 2,5—3,8 раза, что совпадает с нашими данными (см. выше). В полях 3, 1, 21 это уменьшение не столь значительно (1,5—2 раза). Между 18 годами и 45 годами густота расположения клеток в коре резко снижается, но еще более она уменьшается к 95 годам.

Вероятно, рост связей и опорно-трофического аппарата коры в ранних возрастах, гибель корковых клеток в позднем возрасте являются причиной значительного уменьшения густоты расположения клеток с возрастом.

§ 3. КОЛИЧЕСТВО И ПЛОТНОСТЬ РАСПОЛОЖЕНИЯ КЛЕТОК В КОРЕ БОЛЬШОГО МОЗГА ЖИВОТНЫХ

Густота расположения клеток в восходящем сравнительно-анатомическом ряду млекопитающих, по данным большинства авторов, падает. Особенно отчетливо это падение происходит в восходящем ряду приматов (см. табл. 231, составленную нами по данным Майера, 1912).

Из таблицы видно, что у всех представителей приматов сохраняются одни и те же соотношения между полями по густоте расположения клеток; так, у всех приматов густота расположения клеток в поле 4 ниже, чем в поле 8, и т. п.

Следует отметить почти полное совпадение данных Майера и Шэриффа о плотности расположения клеток у приматов. Данные Шэриффа указывают на значительное падение плотности расположения клеток в восходящем сравнительноанатомическом ряду (табл. 232). Автор полагает, что этот факт связан с развитием межнейронального пространства в коре, т. е. с прогрессивной дифференцировкой связей в филогенезе. Вместе с тем он отвергает гипотезу Бауера и Гесса о межуточной субстанции мозга как о третьем компоненте коры (1-й компонент — глиоплазма, а 2-й — нейроплазма). Автор также допускает возможность зависимости густоты расположения клеток от величины мозга. На связь между величиной мозга и густотой расположения корковых клеток в сравнительноанатомическом ряду обращали внимание и другие авторы. В табл. 233 приведен результат подсчета клеток по ядрышкам на 20-микронных срезах, по данным Тауэра и Эллиота (Tower, Elliot, 1953).

Высшие узконосые обезьяны (Pan) резко отличаются по малой густоте расположения клеток как от широконосых, так и от низших узконосых обезьян. Существенных различий между центральными полями анализаторов и периферическими полями по степени разрежения в филогенезе не существует. Так, в поле 17 густота расположения клеток от игрушки до шимпанзе уменьшается в 1,8 раза, а в поле 4 — в 2,3 раза, а поле 3 — в 1,9 раза. В полях 18, 19, 1, 6 густота расположения клеток уменьшается в том же ряду в 1,6—2 раза. Сходные результаты, но для более крупных подразделений коры и более последовательного ряда приматов, получил Шэрифф (1953) (табл. 232).

По Шоллу (Sholl, 1957) количество клеток в $0,01 \text{ мм}^3$ у слона равно 70, у макака — 330, у белой мыши — 1400. Из таблицы можно сделать вывод об обратной пропорциональной связи между величиной мозга и густотой расположения клеток. При этом оказывается, что у слона и кита, имеющих вес мозга больший, чем у человека, густота расположения клеток соответственно меньше.

По Бараса и соавт. (Barasa a. al., 1960), число клеток в $0,01 \text{ мм}^3$ близко к значениям, даваемым Тауером и Эллиотом (табл. 234).

Первый и второй подсчеты на этой таблице выполнены разными исследователями для взаимного контроля. Несколько большую плотность расположения клеток в коре различных животных нашли Чоу, Блум и Блум (Chow, Blum, Blum, 1950), а также Геллер и Эллиот (Heller, Elliot, 1959). Так, для макака (*Macacus mullata*) количество клеток в $0,01 \text{ мм}^3$ равно 380—420 (поле 17). Для 18—19-го полей плотность расположения клеток равна соответственно 300 и 360 клеткам. У взрослой кошки в *gyrus cruciatus* в $0,01 \text{ мм}^3$ находится 399 клеток, а в *gyrus sigmoideus* — 670. В среднем по всей коре 308 (Бриззи и Джейкобс — Brizzee, Jacobs, 1959).

Шолл (1959) измерил плотность расположения клеток в различных слоях (последовательно на каждой 10-й части глубины коры) в зрительной и двигательной областях у человека, кошки, мыши и пришел к заключению, что по плотности расположения клеток между зрительной и двигательной корой у одного и того же вида больше сходства, чем между зрительной (resp. двигательной) корой различных животных.

По Харечко и Бриззи (Kharechko, Brizzee, 1959), у однодневной кошки в коре теменной доли (не считая I слоя) находится в $0,01 \text{ мм}^3$ 3300 клеток, а у взрослой — 660 клеток.

Особняком стоят данные Геллера и Эллиота (1959), которые вычисляли количество ядер в 1 мл гомогената, приготовленного из мозговой коры (табл. 235). Авторы исходили из постоянства содержания ДНК в ядрах клеток и по общему содержанию ДНК в гомогенате определяли количество ядер. Было найдено, что это количество весьма сходно у человека, собаки и кошки. Объяснение этого парадоксального факта заключается в том, что авторы подсчитывали ядра не только нервных клеток, но и глиозных, распределение которых в поперечнике коры очень равномерно и содержание в единице объема постоянно для разных участков коры и у разных животных (см. данные С. М. Блинкова, гл. XIV).

Подобно плотности расположения клеток изменение коэффициента Экономо отражает эволюцию структуры коры в процессе антропогенеза. Большинство данных свидетельствует, что этот показатель возрастает от полуобезьян к человеку (см. определение коэффициента, гл. XI, § 2). Величина, обратная коэффициенту Экономо, определенная по методике Чокли (1943) (см. главу I), представлена в табл. 236.

Цифры на таблице означают отношение объема клеточных тел к объему серого вещества коры. Приведенные данные подтверждают мнение Экономо (1925, 1929), Ниссля (Nissl, 1894), Агдура (Agduhr, 1941) о значении этого коэффициента как фи-

логенетического индекса. Правда, этому правилу не подчиняется эуламинарная кора игрунки. Но здесь нельзя исключить возможность ошибки при подсчете.

Коэффициент Экономо (GZ) для поля 17 по Хаугу (1958) имеет следующие значения: человек — 47, шимпанзе — 31, макака — 19, кенгуру — 20,2, кролик — 15,4, морская свинка — 11,5, белая мышь — 8,5. Цифры означают отношение объема серого вещества к объему, занимаемому телами клеток.

Работа Шэриффа подверглась острой и во многом обоснованной критике Хауга (1956). Хауг возражал главным образом против методики, которой пользовался Шэрифф, но был вынужден признать, что, несмотря на погрешности в методике, вывод Шэриффа об уменьшении коэффициента Экономо в нисходящем ряду приматов остается неизменным, несмотря на все поправки, предлагаемые Хаугом. Последний считает, что коэффициент Экономо изменяется в ряду приматов заметнее, чем плотность расположения клеток. От долгопята к человеку коэффициент Экономо увеличивается в поле 17 меньше, чем для всей коры (табл. 237).

Следовательно, в этом ряду приматов коэффициент увеличивается для всей коры в 13,6 раза, для поля 17 — всего в 7,1 раза. Отсюда Хауг заключает, что первичные сенсорные центры изменяются меньше, чем вторичные и третичные зоны (переходные и межуточные зоны по Филимонову). Приведенные взгляды Хауга кажутся достаточно обоснованными со стороны фактических данных, однако вряд ли правильно считать, основываясь на коэффициенте Экономо, что «интегративные способности первичных сенсорных центров малы». Вероятно, эти зоны обладают качественно иной интеграцией по сравнению с межуточными и переходными зонами.

Следует отметить большие расхождения между авторами по вопросу о величине GZ , что, видимо, связано с различными методиками его подсчета. Средняя величина GZ по всем полям для разных приматов, по Агдуру (1941), резко отличается от тех, которые привели Шэрифф и Хауг. Для полуобезьяны он равен 52, для макака — 87, шимпанзе — 112 и человека — 233.

При всем том общее положение Экономо о значении GZ для филогенеза остается в силе.

Ряд количественных исследований, касающихся корково-подкорковой и внутрикорковых соотношений, проводился в лаборатории Г. И. Полякова (МГУ). Так, в работе В. Мац (1961) подсчитывались клетки в различных участках коры большого мозга у ящерицы (*Agama caucasica*) (табл. 238).

Из данных Мац следует, что у представителя пресмыкающихся подавляющую часть корковых нейронов составляют клетки старой коры, в то время как на межуточную и зачаток новой коры приходится всего 14,16%.

В работе Л. Сазоновой и Г. Абатуровой (1960) приведены данные о количестве клеток и их густоте расположения в коре зрительного, слухового и кожно-двигательного анализаторов белой крысы (табл. 239). (Следует отметить, что всю работу по подсчету клеток как В. Мац, так и Л. Сазонова и Г. Абатурова выполняли по микропроекционной методике, с использованием фотографий, см. главу I).

Очевидно, что в среднем густота расположения клеток в коре мозга крысы распределяется по анализаторам в той же последовательности, что и у большинства млекопитающих. Так, наибольшая плотность расположения клеток обнаруживается в центральном поле зрительного анализатора, соответствующего полю 17 у человека и других приматов, а наименьшая густота наблюдается в верхнем поле двигательного анализатора, соответствующего полю 4 у других, более высокоорганизованных млекопитающих. Слуховой и кожный анализаторы занимают промежуточное место между двумя крайними вариантами. В подавляющем большинстве полей во всех анализаторах наибольшая густота расположения клеток обнаруживается в верхнем комплексе слоев коры, а наименьшая густота расположения клеток в среднем комплексе. Нижний комплекс слоев коры занимает промежуточное положение. Этому правилу не подчиняются периферическое поле зрительного анализатора и нижнее поле слухового, в котором густоклеточность в нижнем комплексе слоев либо выше, чем в верхнем комплексе слоев, либо немного ниже, чем в среднем комплексе. Количество клеток преобладает в кожном анализаторе (табл. 240).

Из таблицы следует также, что даже у такого сравнительно низко организованного млекопитающего, как крыса, периферические поля превосходят по своей относительной и абсолютной величине центральные поля соответствующих анализаторов. Те же соотношения наблюдаются у всех приматов и наиболее сильно выражены у человека.

В работе Г. А. Вышинской (1961) подсчитаны клетки в поле 17 тем же проекционным методом, что и у вышеназванных авторов. Показано, что у крота поле 17 содержит 495 558 клеток, а у ежа — 842 499, у собаки — 34 221 000. По данным Чоу, Блюма и Блюма (1950), общее число клеток в 17-м поле коры большого мозга макака составляет 141 208 000—148 485 120.

Лассек и Уитли (1945) исследовали количество пирамид Беца в ряду приматов и относили к ним все клетки больше 800 мк^2 (площадь сечения клетки, проходящая через ядро с ядрышком) (табл. 241).

Совершенно очевидно, что в представленном ряду приматов происходит увеличение абсолютного количества клеток от паукообразной обезьяны к человеку. При этом внутри поля 4 наблюдается сдвиг в распределении клеток Беца. Если у широ-

конных приматов
средоточено в среднем
у низших млекопитающих
большее количество
прецентральной извилины
еще ярче. Вполне ясно
иней локомотии в анализаторе
поскольку верхняя треть
двигательных функций
верхних конечностей.
Гейнрихс и Кюлье
сопоставили число клеток
большого мозга у белых
25 животных у 13 и
полушариями по количеству
чаев. При этом в 8 с.
шарии и в 5—в левом
шарии с большим количеством
клеток больше, чем
ток (табл. 242).

§ 4. О СООТНОШЕНИИ

Исследования о
типов клеток в коре
Это и понятно, так
достоверностью ли
на серебряных пр
вестно, дает лишь
этому применение
затруднительно. О
тах по Гольджи —
нальное их количе
Шолл разделил
сколько типов по х
ли по таблице, при
ленными им типам
Р₁ — пирамидни
в белое вещество
Р₂ — пирамидни
вратных коллатера
Р₃ — пирамидни
коллатерали, соста
Р₄ — пирамидни
латерали, без ст
ляют 4,8%.

коносах приматов наибольшее количество пирамид Беца сосредоточено в средней трети прецентральной извилины, то уже у низших узконосах и особенно у антропоморфных обезьян наибольшее количество клеток Беца наблюдается в верхней трети прецентральной извилины. У человека это явление выражено еще ярче. Вполне возможно, что данный факт связан с эволюцией локомоции в антропогенезе (с развитием прямохождения), поскольку верхняя треть поля 4 связана с представительством двигательных функций нижних конечностей туловища и отчасти верхних конечностей.

Гейнрихс и Кюлленкамф (Heinrichs, Kullenkamp, 1957) сопоставили число клеток Беца в правом и левом полушариях большого мозга у белой мыши (табл. 242). Оказалось, что из 25 животных у 13 имеется разница между правым и левым полушариями по количеству клеток, т. е. примерно в 52% случаев. При этом в 8 случаях преобладали клетки в правом полушарии и в 5 — в левом. Авторы установили также, что в полушарии с большим количеством клеток Беца величина ядер этих клеток больше, чем в полушарии с меньшим количеством клеток (табл. 242).

§ 4. О СООТНОШЕНИИ МЕЖДУ КОЛИЧЕСТВОМ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ КЛЕТОК В МОЗГОВОЙ КОРЕ

Исследования о соотношении между количеством различных типов клеток в коре большого мозга крайне немногочисленны. Это и понятно, так как типы клеток можно выделять с большой достоверностью лишь на основе исследования их отростков, т. е. на серебряных препаратах по Гольджи. Этот метод, как известно, дает лишь избирательное окрашивание нейронов, и поэтому применение его для количественных исследований весьма затруднительно. Однако Шолл (1955) доказал, что на препаратах по Гольджи — Коксу выявляется число клеток, пропорциональное их количеству на нислевских препаратах.

Шолл разделил пирамидные и звездчатые клетки на несколько типов по характеру ветвления их аксонов. Мы вычислили по таблице, приведенной Шоллом, соотношение между выделенными им типами клеток в зрительной коре кошки.

P_1 — пирамидные клетки с неветвящимся аксоном, идущим в белое вещество мозга, составляют 31%.

P_2 — пирамидные клетки с ветвящимся аксоном, но без возвратных коллатералей — составляют 25%.

P_3 — пирамидные клетки с аксоном, имеющим возвратные коллатерали, составляют 14%.

P_4 — пирамидные клетки, имеющие только возвратные коллатерали, без ствола, идущего в белое вещество, составляют 4,8%.

Различия между зрительной, соматосенсорной и моторной зонами по концентрации звездчатых клеток на уровне слоя IV Митра также связывает с локализацией афферентных окончаний в коре.

Так, если афференты в моторной зоне рассеяны по всему поперечнику коры равномерно, то в соматосенсорной зоне они имеют лишь тенденцию к концентрации на определенном уровне, а в зрительной зоне концентрация афферентов наибольшая. Соответственно увеличивается и концентрация звездчатых клеток в соответствующем уровне коры. Поэтому звездчатые клетки, по Митра, являются основными воспринимающими элементами для афферентных импульсов. В том же исследовании Митра нашел, что с возрастом количество звездчатых клеток относительно пирамидных увеличивается. Как полагает автор, увеличение количества звездчатых клеток происходит вследствие превращения некоторых пирамидных клеток в звездчатые, путем изменения формы аксона и ветвления дендритов, а также и, главным образом, за счет развития звездчатых клеток из невробластов (табл. 243).

Работа Митра затрагивает очень важный и принципиальный вопрос, однако ее существенным недостатком, как и у Шолла, является применение для количественного исследования импрегнированных серебром препаратов, вследствие чего могли произойти ошибки в подсчетах.

Митра и Шолл показали, что соотношение между количеством клеток в разных слоях на импрегнированных серебром препаратах равно соотношению между количеством клеток в разных слоях на препаратах, окрашенных по Нисслю, однако авторы не могли доказать, что звездчатые, пирамидные и веретенообразные клетки импрегнируются в равной степени и что соотношение между этими типами на импрегнированных препаратах отражает истинное соотношение между ними. Нельзя не отметить некоторого расхождения в цифрах между данными Митра и Шолла. У последнего пирамидные клетки составляют около 75% от всего количества клеток зрительной коры, а у Митра — всего 60%. Соответственно увеличивается и количество звездчатых клеток. Либо авторы встретились с разными вариантами структуры коры, либо они различным образом определяли звездчатые и пирамидные клетки.

Г. И. Поляков (1956, 1960) на препаратах, окрашенных по Нисслю, подсчитывал количество нейронов трех вышеуказанных типов клеток на больших участках срезов. Для опознавания трех типов клеток было использовано сопоставление препаратов, окрашенных по Нисслю, с препаратами, импрегнированными серебром. Г. И. Поляков исследовал поля 1, 2, 3 (ядро кожного анализатора) и поля 39 и 40 (зона перекрытия кожного, слухового и зрительного анализаторов) у человека. Во

Глава XIII

КОНСТРУКЦИЯ АНАЛИЗАТОРОВ И ДВИГАТЕЛЬНЫХ АППАРАТОВ

§ 1. ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ И ФУНКЦИИ ПРОВОДЯЩИХ СИСТЕМ

Для локализации в мозгу нервно-психических актов недостаточно указать, где было возбуждение и куда оно перешло, т. е. найти пути, по которым следовал нервный импульс, и центры, в которых он взаимодействовал с другими импульсами. Необходимо, кроме того, установить, сколько времени было потрачено на прохождение каждого этапа, потому что нервная деятельность, как это подчеркивал И. П. Павлов, протекает не только в пространстве, но и во времени.

Скорость прохождения возбуждения по нервному волокну исчисляется в метрах в секунду, время, необходимое для перехода через синапс, — в долях миллисекунды (*мск* — 0,001 *сек*), время реакции выражается в секундах и миллисекундах.

Скорость проведения по нервному волокну связана с его диаметром. Каждая проводящая система, нерв или пучок в спинном или головном мозгу состоит из многих волокон различного диаметра. Поэтому особенности передачи сигнала по нерву или пучку зависят от спектра волокон, из которых состоит проводящая система.

Связь между скоростью проведения и калибром волокна настолько закономерна, что, как полагал Хегквист (1936), зная скорость распространения бегущей волны по аксону, можно рассчитать диаметр волокна. Эта скорость, по Хегквисту, колеблется от 90 м в секунду по волокну диаметром 20 мк до 0,2 м в секунду по волокну диаметром 1 мк (табл. 244). В седалищном нерве лягушки скорость проведения по волокну, в зависимости от его диаметра, по Тасаки (1959) выражается формулой: $V = 2,5D$, где V — скорость, а D — диаметр волокна.

Гассер и Эрлангер (Gasser, Erlanger, 1929) классифицировали волокна в зависимости от скорости проведения, а также от формы волны, которая отводится от них во время деятельности.

От А-волокон отводятся α -, β -, γ - и δ -волны, протекающие со скоростью от 10 до 120 м в секунду. Это мягкотные волокна соматических нервов и часть мягкотных волокон висцеральных нервов диаметром от 2 до 16 мк. От волокон типа В отводятся так называемые В-волны. К ним относятся преганглионарные нервные волокна, проводящие импульс со скоростью 10—20 м в секунду. От волокон типа С отводятся С-волны. Они представляют собой безмякотные волокна, проводящие со скоростью от 0,5 до 2 м в секунду (Цотерман — Zotterman, 1962).

В чувствительном нерве у человека скорость проведения по А-волокнам прямо пропорциональна диаметру аксона. Она колеблется от 90 до 115 м в секунду по волокнам диаметром от 16 до 20 мк и около 10 м в секунду — по наиболее тонким мягкотным волокнам диаметром от 2 до 4 мк. Безмякотные С-волокна диаметром до 2 мк проводят импульс со скоростью от 0,6 до 2 м в секунду (Свиит — Sweet, 1959).

Разница между скоростью проведения по мягкотным и безмякотным волокнам, как предполагает Беркович (Berkowitz, 1955), зависит от того, что мягкотные волокна проводят импульс скачками, а безмякотные — непрерывно.

Приведенные выше данные о скорости проведения были установлены на периферических нервах. Судя по данным, полученным посредством электрофизиологического исследования пирамидного и спино-церебеллярного путей в эксперименте на животных (Ллойд, 1941; Грундфест и Кэмпбелл — Grundfest, Campbell, 1942), а также на основании косвенных данных, полученных при измерении времени появления ответа в коре на раздражение периферического рецепторного аппарата, а также измерения времени так называемой простой психической реакции у человека (Монье — Monnier, 1952; А. С. Арутюнова и С. М. Блинков, 1954; Эфрон — Efron, 1963), можно принять, что скорость прохождения импульсов по волокнам центральной нервной системы выражается в величинах того же порядка, что и скорость проведения по волокнам периферических нервов. По данным Глиса, импульсы проводятся по пучку Говерса со скоростью от 30 до 80 м в секунду, а по пучку Флексига — со скоростью до 160 м в секунду. Таким образом, импульсы из спинного мозга в мозжечок приходят по переднему спино-церебеллярному пути через 1,0—1,5 мск после импульсов, прошедших по заднему спино-церебеллярному пути. Волокна спино-таламического пучка проводят импульс со скоростью от 5 до 20 м в секунду, а волокна задних столбов — со скоростью до 100 м в секунду. Отсюда следует, что от одного и того же внешнего раздражителя импульсы по проводникам тактильной чувствительности могут прийти в головной мозг примерно на 50 мск раньше, чем по проводникам болевой и температурной чувствительности. При этом один и тот же лучок волокон на разных уровнях цент-

ральной нервной системы может проводить импульс с различной скоростью, как мы видели на примере пирамидного пучка. Волокна задних столбов также проводят с разной скоростью: на периферии — от 90 до 100 м, на уровне грудных сегментов — от 40 до 60 м и у входа в продолговатый мозг — от 20 до 30 м в секунду (Глис, 1957).

Волокна различного диаметра отличаются между собой не только по скорости распространения импульса, длине и форме волны, но и по порогу возбудимости, длительности рефрактерного периода, изменению деятельности под влиянием механических (например, сдавление) или химических (например, кокаин) воздействий, как это доказано при исследовании волокон периферических нервов (Эрлангер, Гассер, Бишоп — Erlanger, Gasser, Bishop, 1924; Гассер, Эрлангер, 1929, и др.). Амплитуда пикового потенциала (бегущей волны), по-видимому, пропорциональна квадрату диаметра миелиновых волокон (Цоттерман, 1937). Возможно, что волокна различного диаметра, проходящие в одном пучке, начинаются и заканчиваются в различных клеточных скоплениях (см. гл. V, § 10).

По вопросу о соотношениях, существующих между волокнами различного диаметра, и проведением чувствительности определенной модальности (боль, прикосновение, давление и т. д.) в литературе нет единой точки зрения. Известны экспериментальные данные, которые свидетельствуют, что тактильные импульсы передаются по более толстым волокнам, а болевые — по более тонким (Розе и Монкасл — Rose, Mountcastle, 1959). Однако на примере волокон тройничного нерва Жерар (Gerard, 1923) пришел к заключению, что как болевые, так и тактильные импульсы, по крайней мере часть пути, проходят по одному и тому же волокну. Он основывал свое заключение на том, что восходящие волокна чувствительного корешка тройничного нерва, проводящие тактильную чувствительность, и его нисходящие волокна, проводящие болевую чувствительность, представляют собой ветви одного и того же Т-образно делящегося волокна тройничного нерва. Впрочем, Астром (Astrom, 1953) в опытах на мышах пришел к выводу, что болевая чувствительность проводится у них тонкими волокнами, которые не подвергаются бифуркации и проходят в нисходящем корешке, а тактильная чувствительность проводится толстыми волокнами, которые Т-образно делятся на восходящие и нисходящие ветви.

Экспериментальные данные все же подтверждают представление, что одно и то же волокно может проводить чувствительность различной модальности. Эдриан (1959) нашел, что безмякотные волокна проводят сигналы, вызывающие ощущение боли, но сигналы в этих волокнах возникают также и при действии раздражителей, не вызывающих боли. С другой стороны, болевые раздражения передаются не только по безмякотным

волокнам типа С со скоростью 2 м в 1 сек, но и по мякотным волокнам типа А со скоростью от 15 до 45 м в 1 сек. (Свиит, 1959).

Таким образом, по одному и тому же волокну могут передаваться различные модальности чувствительности, а чувствительность одной и той же модальности может передаваться по волокнам различного диаметра.

Вопрос, каким образом по одному и тому же волокну проводятся импульсы различной модальности, до настоящего времени окончательно не решен. Здесь может иметь значение особая настройка синаптического аппарата клеток, к которым адресованы те или иные импульсы. Весьма вероятно, что для возникновения различных ощущений или рефлекторных актов необходимо, чтобы в центр пришел не одиночный импульс, а определенный комплекс, или «узор», импульсов. Этот узор складывается из одновременного и последовательного раздражения группы нервных окончаний. В зависимости от того, как распределены в пространстве (по различным волокнам) и во времени импульсы, притекающие в нервный центр, возникает та или иная реакция, возникает то или иное ощущение. При этом предполагают, что различные нервные окончания, а следовательно, и различные волокна, участвующие в формировании узора, до известной степени приспособлены отвечать только на определенное раздражение, т. е. раздражение, обладающее определенными физическими свойствами.

Аналогичный механизм можно предполагать и в эфферентных системах. Так, например, в пирамидном пучке содержатся волокна различного диаметра, которые проводят импульсы с различной скоростью. Отсюда можно сделать вывод, что пирамидный путь представляет собой асинхронную проводящую систему. Бегущая волна проводится по различным ее волокнам со столь различной скоростью, что при одновременном прохождении разряда во всех волокнах пирамидного пучка на уровне продолговатого мозга разряд в поясничном отделе спинного мозга длится в течение многих миллисекунд. Ферхарт (1948) предполагал, что волокна столь различного диаметра (от 1 до 20 мк и больше) связаны с различными функциями пирамидного пучка, которые заключаются в подавлении примитивных рефлексов хватания, сосания, подавлении спинальных автоматизмов с воздействием на глубокие рефлексы, подавлении флексии ног и облегчении экстенсорного тонуса у человека и т. д. Более вероятно предположение, что каждая из упомянутых функций осуществляется не путем проведения импульсов по волокнам одного определенного диаметра, а путем проведения узора импульсов, который имеет временную и пространственную характеристику, т. е. путем распределения во времени залпов импульсов, которые проводятся по волокнам различного диаметра. С этой точки зрения, чем разнообразнее диаметр воло-

кон в пучке, тем богаче набор элементов, из которых складывается узор, и тем разнообразнее сигнал, который может быть передан проводящей системой.

§ 2. ДВИГАТЕЛЬНЫЕ ПРОВОДНИКИ

На каждой стороне во всех двигательных корешках спинномозговых нервов содержится 100 000 волокон, а во всех черепномозговых нервах, не считая добавочного и языкоглоточного, — около 70 000 двигательных волокон. Таким образом, мышцы головы иннервируются относительно их массы гораздо большим количеством двигательных волокон, чем мышцы туловища и конечностей.

Количество волокон в двигательных корешках черепномозговых нервов, примерно, совпадает с количеством клеток в соответствующих им ядрах (табл. 245).

В каждом из двигательных корешков подъязычного, лицевого, тройничного, отводящего и блокового нерва, а также в двигательной порции блуждающего нерва содержится количество волокон одного и того же порядка — от 3 до 10 тыс. Исключение представляет глазодвигательный нерв, в котором содержится 25 тыс. волокон. В глазодвигательных мышцах на одно нервное волокно приходится 3—4 мышечных волокна, ■ в некоторых мышцах нижней конечности на одно нервное волокно приходится около 50 мышечных волокон.

Глазодвигательные мышцы, несмотря на меньший объем, получают почти половину всех двигательных волокон черепномозговых нервов. Вторая половина иннервирует значительно более объемистую жевательную, глотательную и мимическую мускулатуру.

Нервы, иннервирующие мышцы глазных яблок, отличаются от других черепномозговых нервов не только по относительному количеству волокон, но и по особенностям своего развития. У человека по сравнению с собакой в глазодвигательном нерве значительно больше волокон, между тем как в лицевом нерве у него волокон определено меньше, а в подъязычном нерве количество волокон у человека и собаки почти одинаково. Недостаток количественных определений структуры черепномозговых нервов в сравнительноанатомическом ряду животных вынуждает к осторожности в выводах. Все же нельзя не отметить, что для иннервации движений более древних, чем артикуляционные, человеку потребовалось больше нейронов в стволовых ядрах, чем их имеется у собаки. Напротив, количество нейронов в стволовых ядрах, служащих для иннервации мышц, которые приобрели новую и чрезвычайно сложную функцию артикуляции звуков речи, у человека не больше, чем у собаки, а

количество нейронов, иннервирующих столь выразительную мимическую мускулатуру, у человека даже меньше, чем у собаки.

Ядра нервов, иннервирующих артикуляционные движения, отличаются от глазодвигательных ядер еще одним структурным признаком, а именно более редким расположением клеток (табл. 246). Этот факт можно было бы объяснить усложнением межнейрональных связей в ядрах, выполняющих у человека сложную функцию речевых движений. Однако надо заметить, что эти ядра отличаются от ядер глазодвигательных нервов еще одним весьма существенным признаком, а именно большим количеством крупных клеток (табл. 246), что и не удивительно, так как густота расположения клеток во всех цитоархитектонических формациях обычно связана с величиной клеток — чем клетки крупнее, тем менее плотно они располагаются.

Значение, которое имеет размер нейронов, до настоящего времени не ясен. Возможно, что большие размеры связаны с необходимостью накопления больших запасов для обменных процессов (например, телец Ниссля) в клетках, работающих длительно и напряженно без перерывов, в течение которых могли бы восполняться энергетические ресурсы, а мелкие размеры свойственны клеткам, которые вступают в игру эпизодически и только на короткое время. Во всяком случае величина клетки не связана с калибром волокна, как это видно из табл. 246 и 247. Наименьшим количеством крупных волокон отличается подъязычный нерв, в котором больше крупных клеток, чем в других двигательных ядрах. По количеству крупных волокон глазодвигательный нерв не отличается от двигательного корешка тройничного нерва.

Высказывалось предположение (Бишоп, Хейнбекер, О'Лири — Bishop, Heinbecker, O'Leary, 1933), что более тонкие волокна нервов иннервируют мышечные веретена. Против этого предположения возражали Бьоркман и Вольфорт на основании сопоставления калибра волокон отводящего нерва у овцы и коровы, у которых имеются веретена в глазодвигательных мышцах, с калибром волокон в том же нерве у человека, кошки и собаки, у которых, по мнению названных авторов, мышечные веретена в глазодвигательных мышцах отсутствуют. Впрочем, Купер и Даниель (Cooper, Daniel, 1963) утверждают, что веретена имеются в глазодвигательных мышцах и у человека.

Количественные соотношения двигательных элементов на пути от коры до двигательных ядер в стволе и спинном мозгу почти совершенно не изучены. Неизвестно количество эфферентных проекционных волокон от различных участков коры, неизвестны количественные соотношения между пирамидной и экстрапирамидной системой, так же как и соотношения между

количеством нервных
вого ствола и спинного
других изучен
Казалось бы, при
все другие эфферентные
у человека по сравнению
ство волокон пирамидной
сравнению с шимпанзе и
Однако, как показали кати
ного лучка имеется мощная
эфферентном пучке гиппока
по сравнению с макаком
гиппокамп играют у челове
количество ее эфферентных
зов больше, чем такая ха
как пирамидный путь. Кол
возрастает у макака по сра
волокон свода у макака,
количество волокон пирами
сравнительноанатомическо
эфферентных волокон гиппо
стабилизации в ряду живот
по сравнению с обезьяной. С
процессе видового развития
зрелым человек отличается
по функциям пирамидной с
данным И. Н. Филимонова
зая, что и у рептилий, у ко

§ 3. ЧУВСТВИТЕ

У человека в спинном м
приходится 5 чувствительных
ство двигательное волокно
в волокон.
В черепномозговых нерв
количество и добавоч
около 1 300 000 аффе
количество эфферентных в
меньше, количество аффе
23 раза больше, чем в
подтверждается полож
ствлении центральной нер
в систем играет более су

количеством волокон, спускающихся от различных ядер мозгового ствола к клеткам передних рогов спинного мозга. Лучшее изучено пирамидный пучок (см. главу IV).

Казалось бы, пирамидный пучок должен в большей мере, чем все другие эфферентные пути коры большого мозга, возрастать у человека по сравнению с обезьянами. Действительно, количество волокон пирамидного пучка у человека возрастает на $\frac{1}{5}$ по сравнению с шимпанзе и в 2 раза по сравнению с макаком. Однако, как показали количественные определения, у пирамидного пучка имеется мощный конкурент: количество волокон в эфферентном пучке гиппокампа (в своде) возрастает у человека по сравнению с макаком в 5—6 раз. Очевидно, функции коры гиппокампа играют у человека весьма существенную роль, если количество ее эфферентных волокон возрастает в ряду приматов больше, чем такая характерная для человека структура, как пирамидный путь. Количество волокон пирамидного пучка возрастает у макака по сравнению с кошкой в 7 раз, а количество волокон свода у макака, кошки и даже кролика одинаково. Количество волокон пирамидного пучка непрерывно возрастает в сравнительноанатомическом ряду, между тем как количество эфферентных волокон гиппокампа, после длительного периода стабилизации в ряду животных, резко увеличилось у человека по сравнению с обезьяной. Отсюда можно сделать вывод, что в процессе видового развития гиппокамп приобрел функции, которыми человек отличается от обезьяны в большей мере, чем по функциям пирамидной системы. Между тем гиппокамп, по данным И. Н. Филимонова (1963), содержит у человека те же поля, что и у рептилий, у которых вовсе нет пирамидного пучка.

§ 3. ЧУВСТВИТЕЛЬНЫЕ ПРОВОДНИКИ

У человека в спинном мозгу на одно двигательное волокно приходится 5 чувствительных волокон, а в головном мозгу на одно двигательное волокно приходится не менее 19 чувствительных волокон.

В черепномозговых нервах, за исключением обонятельного, языкоглоточного и добавочного нервов, на одной стороне содержится около 1 300 000 афферентных волокон. В то время как количество эфферентных волокон в головном мозгу в 1,5 раза меньше, количество афферентных волокон в нем не менее чем в 2,3 раза больше, чем в спинном мозгу. Таким образом, еще раз подтверждается положение И. П. Павлова, что в совершенствовании центральной нервной системы развитие чувствительных систем играет более существенную роль, чем развитие двигательных.

Из 1 300 000 афферентных волокон 1 000 000 волокон принадлежит зрительному нерву. Количество чувствительных волокон сильно отличается в разных черепномозговых нервах.

В чувствительной порции тройничного нерва содер- жится	140 000 волокон 100 000 »
■ блуждающем нерве	(из которых надо вычесть 10000 дви- гательных)
В нерве улитки	30 000 волокон
В вестибулярном нерве	20 000 »
В языкоглоточном (Розенталь, 1845)	4 000 »
В барабанной струне	2 000 »

Сравнить количество волокон в чувствительных нервах с количеством клеток в их стволовых ядрах невозможно из-за недостатка сведений. Мы знаем только, что у человека в главном чувствительном ядре тройничного нерва находится около 35 000 клеток, но чувствительные волокна этого нерва заканчиваются, кроме того, еще в спинальном ядре. На 19 000 волокон вестибулярного нерва у человека приходится около 250 000 клеток в стволовых вестибулярных ядрах. В улитковом нерве, насколько можно судить, существуют иные соотношения, а именно при большем количестве волокон ■ нерве в его ядрах находится значительно меньше клеток, чем в ядрах вестибулярного нерва.

Чувствительные черепномозговые нервы отличаются между собой не только по количеству, но и по диаметру волокон (табл. 247). Лазорт с сотрудниками (Lazorthes et al., 1962) пришли к заключению, что каждый нерв состоит из волокон различного калибра и отличается от других по относительному количеству волокон различного диаметра. При этом все же выделяются три основных типа: двигательные нервы, в которых преобладают волокна диаметром 8—14 мк, общечувствительные, в которых преобладают волокна диаметром 4—8 мк, и остальные (зрительный, обонятельный, улитковый, вестибулярный, языкоглоточный и барабанная струна), в которых преобладают волокна диаметром 2—4 мк. Больше всего волокон малого диаметра в обонятельном нерве.

Ядра чувствительных черепномозговых нервов отличаются между собой и по клеточному составу, а именно по количеству клеток различной величины. Больше всего крупных клеток в латеральном ядре вестибулярного нерва (Дейтерса), которое иннервирует клетки передних рогов спинного мозга; больше всего мелких клеток в медиальном вестибулярном ядре, которое направляет волокна к более высоким уровням центральной нервной системы.

О количественных показателях чувствительных проводников в спинном и головном мозгу еще почти ничего не известно. Количество проводников тактильной и глубокой чувствительности в спинном мозгу у человека значительно преобладает над количеством проводников болевой и температурной чувствительности. Однако, возможно, что в иннервации головы соотношения иные: по-видимому, в тройничном нерве количество нисходящих волокон и клеток в спинальном ядре больше, чем количество восходящих волокон и клеток в главном чувствительном ядре. Во всяком случае, нисходящий корешок тройничного нерва содержит больше волокон, чем спино-таламический пучок, как это, по нашему мнению, ясно из простого обзора микроскопических препаратов. Литературные данные свидетельствуют об относительно весьма небольшом количестве волокон в спино-таламическом пучке, проводящем болевую и температурную чувствительность от туловища и конечностей, — он содержит не более 2000 волокон, по данным Глиса и Бэйли (1951) и Барона (1960).

Среди центральных афферентных проводящих путей по количеству волокон первое место у человека занимает, по-видимому, зрительный путь, пучок Грасиоле, о чем можно судить по количеству клеток в наружном коленчатом теле.

Зрительный центральный путь, так же как и зрительный нерв, отличается не только значительным преобладанием количества волокон по сравнению с другими нервами, но и тем, что по количеству волокон он у человека не отличается от низшей узконосой обезьяны. Эти количественные соотношения можно объяснить не только особой ролью, которую, как общепризнано, играет зрение у всех приматов, но и особенностями происхождения и функции сетчатки. Сетчатка глаза прошла путь развития иной, чем периферические отделы других анализаторов. Она развилась из выпячивания переднего мозгового пузыря и представляет собой преобразованную часть мозга. Поскольку для серого вещества мозга характерно наличие очень большого числа густо расположенных нервных элементов, неудивительно, что и сетчатка обладает этим признаком. Для четкого различия образов, особенно на далеком расстоянии, необходима тонкая дифференцировка сигналов, падающих на близкие друг от друга точки сетчатки. Поэтому раздражения, воспринимаемые различными точками сетчатки, должны передаваться в строго определенные точки наружного коленчатого тела и дальше в столь же строго определенные точки коры, а для этого необходимо наличие большого количества волокон в зрительном нерве и центральном зрительном пути. Именно поэтому, вероятно, и у белой крысы в зрительном нерве содержится в 25 раз больше волокон, чем в слуховом нерве.

На примере зрительного нерва можно видеть, что количественная характеристика, как и качественные особенности, разных

органов чувств определяется их значением для высшей нервной деятельности данного вида животных, историей их развития, а также способом передачи в центральную нервную систему воспринимаемых ими раздражений.

§ 4. ОБОНЯТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР

Количественные соотношения между нервными элементами на пути от периферических рецепторных обонятельных клеток до центральной нервной системы исследованы, насколько нам известно, только у кролика: от 50 млн. обонятельных рецепторов, расположенных в стенке носовой полости, импульсы передаются через 1900 гломерул, 45 000 митральных клеток, 130 000 корзинчатых клеток и 60 000 волокон обонятельного нерва. В итоге импульсы от 50 млн. рецепторов передаются через 60 000 волокон. Отношение количества рецепторных клеток к количеству волокон в обонятельном нерве равно, примерно, 100:1.

Количественные исследования обонятельного анализатора у различных видов птиц, которые весьма отличаются между собой по развитию обонятельной луковицы, привели к выводу, что чем больше развиты обонятельные луковицы, тем больше развиты связанные с ними парагиппокамповые и периамигдаллярные формации переднего мозга.

Величина обонятельной луковицы И. Н. Филимоновым (1949) рассматривается как мера развития этой функции у каждого вида животных. У китообразных, полностью лишенных обонятельной луковицы и, следовательно, полностью лишенных обоняния, он обнаружил все те цитоархитектонические поля, которые имеются у животных, обладающих обонянием. Отсюда следует, что так называемый обонятельный мозг, к которому относят палеокортикальные, архикортикальные и межуточные области, в действительности является носителем не только обонятельных функций. Во всяком случае, перечисленные области у аносматиков не могут выполнять обонятельных функций. Вместе с тем оказалось, что по коэффициенту корреляции с величиной обонятельной луковицы различные корковые формации сильно отличаются друг от друга. Коэффициент корреляции (КК) обонятельной луковицы с неокортексом отрицателен (КК—0,303), с периархикортексом — слабо отрицателен (КК—0,154), с архикортексом — близок к нулю, и только с палеокортексом, в резком контрасте со всеми остальными зонами, высоко положителен (КК+0,821). Но не все поля палеокортекса в равной мере коррелируют по своей величине с обонятельной луковицей. Высокий коэффициент положительной корреляции обнаруживается только в двух формациях — обонятельном бугорке и препириформной области (+0,850 и +0,945). «Таким образом, только небольшой отдел так называемого обонятельного мозга заслу-

живает этого названия, остальные составляющие его области, если и имеют отношение к функции обоняния, то в основном являются субстратом иных, «необонятельных» функций. Однако и указанные палеокортикальные области нельзя поставить в исключительную связь только с обонянием как потому, что корреляции их с обонятельной луковицей все же не абсолютны, так и потому, что их наличие, как уже сказано, несомненно и у аносматика дельфина...» (И. Н. Филимонов, 1949, стр. 152). При этом И. Н. Филимонов подчеркивает, что величина препириформной области у дельфина очень незначительна. Препириформная область составляет в процентах от площади всего полушария у ежа 16,0; муравьеда — 12,6; кролика — 7,4; кенгуру — 5,5; собаки — 4,3; тюленя — 0,8; игрунки — 0,7; у шимпанзе — 0,3; человека — 0,1 и у дельфина — 0,3%. Только у человека поверхность препириформной области как абсолютно, так и относительно меньше, чем у дельфина. У человека все же элементарные обонятельные функции связаны также с энторинальной формацией и, вероятно, с аммоновой, как показало исследование О. Г. Агеевой-Майковой и С. М. Блинкова (1943).

§ 5. ЗРИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР

Соотношение между количеством палочек и колбочек, с одной стороны, и количеством ганглиозных клеток в сетчатке, с другой, — неодинаково у разных видов животных. У угря целая группа палочек и колбочек связана с одним волокном зрительного нерва (гл.V, § 10). У морской свинки, с ее преимущественно сумеречным зрением, в среднем на одну клетку ганглиозного слоя приходится от 24 до 40 палочек и колбочек; у сурка, у которого глаз приспособлен к дневному зрению и обладает очень высокой остротой зрения, на одну ганглиозную клетку приходится от 2 до 5 палочек и колбочек, у белки с ее правильной и точной ориентировкой в пространстве по зрению с одной ганглиозной клеткой соединяется 4—5 колбочек и палочек (Ж. М. Кухтина, 1962).

У человека в области fovea на каждую колбочку приходится одно волокно зрительного нерва. Соотношение же между количеством колбочек и палочек, с одной стороны, и количеством волокон в зрительном нерве, с другой, — колеблется в других отделах сетчатки по разным авторам от 80:1 до 100:1.

Количество волокон в зрительном нерве соответствует количеству ганглиозных клеток в сетчатке, как это было установлено у собаки. В зрительном нерве у слепых рыб мякотных волокон или вовсе нет, или их очень мало, у некоторых из них находят более 500 безмякотных волокон.

Больше всего волокон в зрительном нерве человека и макака (около 1 млн.), меньше волокон у овцы, свиньи и морского слона,

у которых обнаружено от 600 до 800 тыс. волокон; еще меньше волокон у утки, курицы, канарейки, у которых имеется около 400 тыс. волокон. Еще меньше волокон — от 100 до 200 тыс. — у собаки, кошки, морской свинки, черепахи, аллигатора, кита, моржа, белухи, тюленя и некоторых акул, и значительно меньше в зрительном нерве у морского угря и амблистомы (по 10 тыс.), у круглоротых рыб и хвостатых амфибий.

Соотношение между площадью подкоркового рефлекторного зрительного центра (верхнего бугра четверохолмия у млекопитающих или *tectum opticum* у низших позвоночных) и сетчаткой не зависит от высоты уровня развития мозга, насколько можно судить, по данным В. П. Зворыкина и Е. Г. Школьник-Ярроса (1953) (табл. 248). Поверхность подкоркового центра относительно поверхности глазного яблока наиболее велика у птиц, а у собаки больше, чем у макака. По-видимому, увеличение размера верхнего бугра четверохолмия относительно размера глазного яблока не связано непосредственно с усложнением зрительных функций.

Сведения о соотношении между количеством волокон в зрительном нерве и количеством клеток в наружном коленчатом теле столь скудны и противоречивы, что трудно иметь какое-либо суждение о значении этого соотношения. У крысы на 75 тыс. волокон в зрительном нерве приходится в наружном коленчатом теле 13 тыс. клеток, по Л. Сазоновой, или 34 тыс. клеток — по Лешли (Lashley, 1939). Во всяком случае, у крысы волокон в зрительном нерве оказывается больше, чем клеток в наружном коленчатом теле. У кролика количество волокон в зрительном нерве (265 тыс. по Браш и Ари), по-видимому, также больше, чем количество клеток в наружном коленчатом теле (95 тыс. по Г. Вышинской). Те же соотношения имеют место у человека, судя по данным Баладо и Франкеля — 1 млн. волокон в нерве и 600 тыс. клеток в наружном коленчатом теле. Иначе дело обстоит у собаки, у которой количество волокон в зрительном нерве (150 тыс., по Ари и Гоуру) меньше, чем клеток в наружном коленчатом теле (500 тыс. по Г. Вышинской). Между тем у макака количество волокон в зрительном нерве равно количеству клеток в наружном коленчатом теле по тождественным результатам исследования Чау (1950) и Г. Вышинской (1962). Те же соотношения характерны для человека, если принять результаты измерений Чако, который нашел в наружном коленчатом теле у человека 1 млн. клеток.

Итак, судя по данным, которые из осторожности следовало бы принять как ориентировочные, у грызунов количество волокон в зрительном нерве превышает, у макака равно, а у собаки меньше, чем количество клеток в наружном коленчатом теле. У человека количество волокон в зрительном нерве, по одним данным, больше количества клеток в наружном коленчатом теле,

§ 6. СЛУХ

Сведения о количественных соотношениях на пути от улитки к коре у млекопитающих представляются в следующем виде: у макака, как и у человека, в улитке — 90 тыс. клеток, в четверохолмии — 400 тыс., во внутренней слуховой коре (отграниченной от неокортекса экспериментально) — 100 тыс. Таким образом, у макака количество клеток в спиральном ганглии наружного коленчатого тела и слуховой коры равно. Относительно небольшого количества клеток в слуховой коре приводит Чау к предположению, что все клетки слуховой коры являются резервными (фонный шум окружающей среды). Чау также обращает внимание на то, что количество клеток в нижнем бугре равно числу различаемых тонов. Это число, по Стевенс, равно у человека 340 000. Исследования индивидов показали, что количество клеток в слуховой коре человека равно числу различаемых тонов. Исследования индивидов показали, что количество клеток в слуховой коре человека равно числу различаемых тонов.

а по другим данным — равно им. Казалось бы, преобладание количества более центрально расположенных нейронов над количеством периферических нейронов должно характеризовать более высокую организацию системы. Однако такое преобладание в зрительном анализаторе пока приходится констатировать только у собаки, которая по развитию зрительных функций стоит ниже приматов.

Абсолютные и относительные размеры корковой части зрительного анализатора явно увеличиваются в филогенезе. Поверхность поля 17, в котором заканчиваются волокна центрального зрительного пути, по данным В. П. Зворыкина и Е. Г. Школьник-Ярроса, составляет 16% поверхности глазного яблока у кролика, 119% — у собаки, 146% — у макаков и 365% — у человека (табл. 248). Еще более наглядно возрастание коркового компонента анализатора в филогенезе выступает при сопоставлении количества клеток в его корковой (поле 17) и подкорковой (наружное коленчатое тело) части (табл. 249).

§ 6. СЛУХОВОЙ АНАЛИЗАТОР

Сведения о количественных соотношениях между нейронами на пути от улитки к коре у макака, по исследованиям Чау (1951), представляются в следующем виде. В спиральном ганглии у макака, как и у человека, находится около 30 тыс., в стволовых ядрах нерва улитки — 90 тыс. клеток, в нижнем бугре четверохолмия — 400 тыс., во внутреннем коленчатом теле — 360 тыс. и слуховой коре (отграниченной с помощью электрофизиологического эксперимента) — несколько больше 10 млн. клеток.

Таким образом, у макака соотношение между количеством клеток в спиральном ганглии, нижнем бугре, внутреннем коленчатом теле и слуховой коре равно 1 : 3 : 13 : 12 : 340.

Относительно небольшое количество клеток в слуховой коре приводит Чау к предположению, что большинство, а может быть, и все клетки слуховой коры непрерывно подвергаются раздражениям (фоновый шум окружающей среды) и что в слуховой коре не остается резервного субстрата для сохранения следов памяти. Чау также обращает внимание на то, что количество клеток в нижнем бугре и внутреннем коленчатом теле, пример-но, равно числу различаемых по высоте и громкости чистых тонов. Это число, по Стевенсу и Дэвису (Stevens, Davis, 1938), равно у человека 340 000, и Чау допускает, что оно сходно с числом чистых тонов, различаемых обезьяной.

Исследования индивидуальной изменчивости объема внутреннего коленчатого тела и поверхности полей верхней височной подобласти у человека приводят к предположению, что величина внутреннего коленчатого тела, т. е. подкоркового центра, слухового анализатора, связана с величиной поля 41, которое

может быть обозначено как слуховое (в узком смысле) поле, потому что именно в нем и в окружающих его полях 42 и 41/42 главным образом заканчиваются волокна центрального слухового пути. Но при этом, как видно из табл. 250 и 251, связь между величиной внутреннего коленчатого тела и величиной поля 41 обнаруживается только в том случае, когда сопоставляется суммарная величина правого и левого коленчатых тел с суммарной величиной площади поля 41 в обоих полушариях: чем больше объем подкорковых слуховых центров, тем больше площадь слухового поля. Вместе с тем величина других полей, расположенных на верхней височной извилине, не связана с величиной этих центров.

Сопоставление развития корковой и подкорковой части слухового анализатора у человека (табл. 252) приводит к выводу, что как до, так и после рождения слуховое поле 41 увеличивается больше, чем внутреннее коленчатое тело, и больше, чем соседнее со слуховой корой поле 22.

Не только в онтогенезе, но и в ряду приматов величина поля 41 возрастает больше, чем площадь поля 22 (табл. 253 и 254). Поверхность поля 41 возрастает у человека по сравнению с гиббоном в 53 раза, а площадь поля 22 — всего в 6 раз. И по сравнению с антропоморфными обезьянами площадь поля 41 у человека увеличивается в 7—8 раз, а площадь поля 22 — всего в 2—3 раза.

§ 7. СХОДСТВО И РАЗЛИЧИЕ МЕЖДУ СТРУКТУРОЙ ОБОНЯТЕЛЬНОГО, ЗРИТЕЛЬНОГО, СЛУХОВОГО И ОБЩЕЧУВСТВИТЕЛЬНОГО АНАЛИЗАТОРОВ

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ СООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ПЕРИФЕРИЧЕСКИМИ РЕЦЕПТОРНЫМИ АППАРАТАМИ И НЕРВАМИ

Соотношение между количеством обонятельных рецепторов, расположенных в слизистой оболочке носа, и количеством волокон в обонятельном нерве у кролика равно 100:1. В зрительном анализаторе человека импульсы от 130 млн. палочек и колбочек передаются через 1 млн. волокон. Соотношение между количеством рецепторных элементов и волокон в зрительном нерве получается равным около 130:1, близкое к тому, которое предполагается в обонятельном анализаторе у кролика. Иначе дело обстоит в слуховом анализаторе: у человека насчитывается, примерно, одинаковое количество (25—30 тыс.) волосковых клеток кортиева органа, ганглиозных клеток в спиральном ганглии и волокон в стволе улиткового нерва (Гилд, 1932; Расмуссен, 1940; Ларселль, 1951). Следовательно, в обонятельном и зрительном анализаторах количество периферических рецепторных элементов значительно превышает количество волокон в соот-

ветственном нерве, а в слуховом анализаторе количество периферических рецепторных элементов равно или даже меньше количества волокон в улитковом нерве. Это обстоятельство можно объяснить тем, что обонятельные луковицы и сетчатка являются в отличие от периферической части слухового анализатора производными мозговых пузырей, для которых характерно обилие нервных элементов.

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ СООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ НЕРВАМИ, ПОДКОРКОВЫМИ И КОРКОВЫМИ СТРУКТУРАМИ

Рассмотрим соотношение между количеством волокон в нерве и количеством нейронов в подкорковом и корковом отделе анализаторов («нерв:подкорка:кора») у человека, макака и крысы.

По данным разных авторов, приведенным в предыдущих главах, у человека в зрительном нерве находится около 10^6 волокон, наружном коленчатом теле — 10^6 клеток, зрительной коре — $5 \cdot 10^8$ клеток и в слуховом нерве — $3 \cdot 10^4$ волокон. У макака в зрительном нерве находится 10^6 волокон, наружном коленчатом теле — 10^6 клеток, зрительной коре — $1,5 \cdot 10^8$ клеток, внутреннем коленчатом теле — $4 \cdot 10^5$ клеток и слуховой коре — 10^7 клеток. У крысы находится в зрительном нерве 10^5 волокон, наружном коленчатом теле — $1,3 \cdot 10^4$ клеток, зрительной коре — $7,5 \cdot 10^5$ клеток, слуховом нерве — $3 \cdot 10^3$ волокон, внутреннем коленчатом теле — $1,3 \cdot 10^4$ клеток и слуховой коре — $8,5 \cdot 10^5$ клеток.

Можно высказать предположение, что у человека во внутреннем коленчатом теле содержится около $5 \cdot 10^5$ клеток, если у него, как у макака, количество клеток во внутреннем коленчатом теле равно количеству клеток в нижнем двухолмии. Такое предположение возможно, потому что, хотя объем внутреннего коленчатого тела у человека в 2 раза больше объема нижнего холма, клетки в нем расположены менее плотно. Далее можно предположить, что количество клеток в слуховой коре у человека равно 10^8 , потому что поле 41, по расчетам И. И. Глезера, содержит $3,33 \cdot 10^7$ клеток, а поле 41 составляет, по нашим данным, около 30% слуховой коры. Наконец, количество волокон в слуховом нерве у макака, по предположению Чау (1951), примерно равно количеству волокон в слуховом нерве у человека, т. е. $3 \cdot 10^4$.

Обозначим отношение количества клеток в подкорковом переключателном центре (наружном или внутреннем коленчатом теле) к количеству волокон в нерве как $\frac{\text{подкорка}}{\text{нерв}}$, отношение количества клеток в коре к количеству волокон в нерве — как $\frac{\text{кора}}{\text{нерв}}$ и отношение количества клеток в коре к количеству кле-

ток в подкорковом переключательном центре — как $\frac{\text{кора}}{\text{подкорка}}$ в зрительном анализаторе у человека, макака и крысы равно 1 или меньше 1, а в слуховом анализаторе равно у человека 19, у макака — 14 и у крысы — 4. Отношение $\frac{\text{кора}}{\text{нерв}}$ в зрительном анализаторе равно у человека 500, у макака — 145 и у крысы — 10, а в слуховом анализаторе равно у человека 3000, у макака —

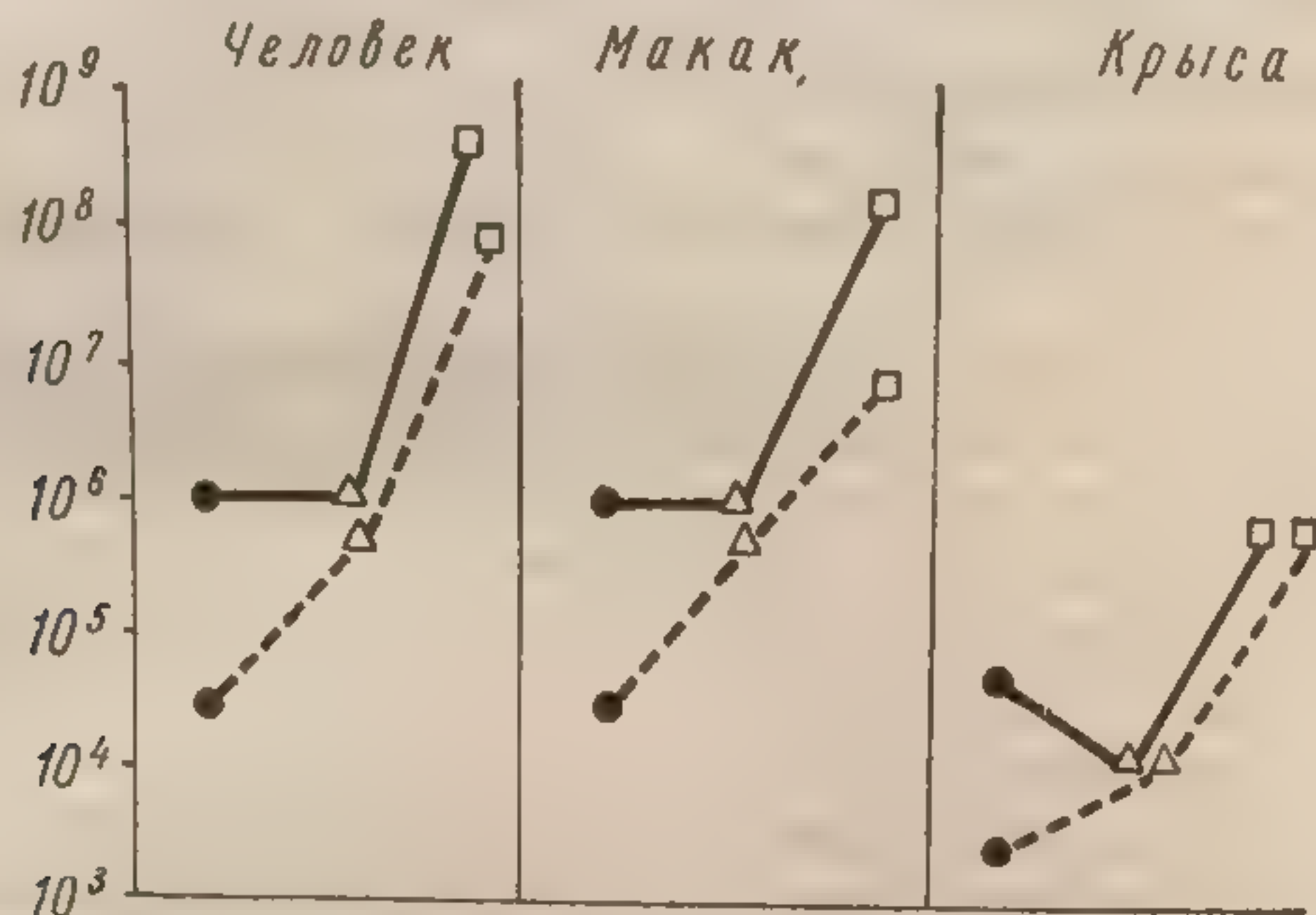


Рис. 11. Соотношение между количеством нейронов на периферии, в подкорковом центре и ■ коре.

300 и у крысы — 280. Отношение $\frac{\text{кора}}{\text{подкорка}}$ в зрительном анализаторе равно у человека 500, у макака — 145 и у крысы — 60, а в слуховом анализаторе у человека — 150, у макака — 20 и у крысы — 60. Количественные соотношения «нерв:подкорка:кора» на логарифмической шкале изображены на рис. 11.

Из всего изложенного выше можно сделать следующие выводы: 1) чем выше уровень развития животного, тем больше клеток в подкорке и особенно в коре приходится на одно волокно периферического нерва. Однако человек не отличается от макака по количеству клеток наружного коленного тела, приходящихся на одно волокно зрительного нерва, и, кроме того, макаки не отличаются от крысы по количеству клеток слуховой коры, приходящихся на одно волокно периферического нерва; 2) чем выше уровень развития животного, тем больше у него клеток в коре приходится на одну клетку в подкорковом центре. Однако у макаки количество клеток слуховой коры, приходящихся на одну

клетку внутреннего ко-
31 у приматов количество
одну клетку подкорково-
больше, чем в слуховой
этом отношении почти н
в наружном коленчатом
внутреннем коленчатом
клеток; 4) количество к
ложно периферического
у макака — в 2 раза и у
ство клеток в коре, прих
центра, в зрительном ан
лизаторе, у человека — в
количество клеток в кор
корковом центре, одина
торах; 5) в зрительном
корковом центре равно
ферическом нерве у чел
анализаторе, напротив,
значительно больше к
нерве (у человека — в 1
в 4 раза).

Все наши рассужде-
разных анализаторов у
ниченности материала н
решают, а только подч
торая возникает вследс
ного, слухового и други
животных, вследствие н
анализатора у разных
ний, имеющих между
анализаторных система

СЛУХОВОЙ И ЗРИ-
С ПРЕОБЛАДАНИЕМ

Вопрос о том, как
дание зрительных и
В. П. Зворыкин (1957)
собаки и обезьяны, у
путем сравнения морф
(1962) — на основании
В. П. Зворыкин ра
щественно слухового
щественно зрительно

клетку внутреннего коленчатого тела, меньше, чем у крысы; 3) у приматов количество корковых клеток, приходящихся на одну клетку подкоркового центра, в зрительном анализаторе больше, чем в слуховом, а у крысы зрительный анализатор в этом отношении почти не отличается от слухового. У приматов в наружном коленчатом теле в 2 раза больше клеток, чем во внутреннем коленчатом теле, тогда как у крысы в наружном и внутреннем коленчатом телах находится одинаковое количество клеток; 4) количество клеток в коре, приходящихся на одно волокно периферического нерва, в зрительном анализаторе значительно меньше, чем в слуховом анализаторе (у человека — в 6 раз, у макака — в 2 раза и у крысы — в 28 раз). Между тем количество клеток в коре, приходящихся на одну клетку подкоркового центра, в зрительном анализаторе больше, чем в слуховом анализаторе, у человека — в 3,3 раза и у макака — в 7 раз. У крысы количество клеток в коре, приходящихся на одну клетку в подкорковом центре, одинаково в зрительном и слуховом анализаторах; 5) в зрительном анализаторе количество клеток в подкорковом центре равно или меньше количества волокон в периферическом нерве у человека, макака и крысы, а в слуховом анализаторе, напротив, количество клеток в подкорковом центре значительно больше количества волокон в периферическом нерве (у человека — в 19 раз, у макака — в 14 раз и у крысы — в 4 раза).

Все наши рассуждения о соотношении между развитием разных анализаторов у человека и животных вследствие ограниченности материала носят предварительный характер. Они не решают, а только подчеркивают существование проблемы, которая возникает вследствие неравномерного развития зрительного, слухового и других анализаторов у одного и того же вида животных, вследствие неодинакового развития одного и того же анализатора у разных видов и вследствие различных соотношений, имеющих место между нервом, подкоркой и корой в разных анализаторных системах.

СЛУХОВОЙ И ЗРИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР У ЖИВОТНЫХ С ПРЕОБЛАДАНИЕМ ЗРИТЕЛЬНЫХ ИЛИ СЛУХОВЫХ ФУНКЦИЙ

Вопрос о том, как отражается на структуре мозга преобладание зрительных или слуховых функций, рассматривали В. П. Зворыкин (1957, 1959, 1960, 1961) путем сопоставления — собаки и обезьяны, Ж. М. Кухтина (1959, 1960, 1962, 1963) — путем сравнения морской свинки, сурка и белки, Лютгеймейер (1962) — на основании изучения различных видов рукокрылых.

В. П. Зворыкин рассматривает собаку как животное преимущественно слухового типа, а обезьяну — как животное преимущественно зрительного типа. Результаты количественных опре-

делений подкорковых структур мозга собаки и обезьяны (мангобей) одинакового веса показали, что у собаки размеры подкорковых слуховых центров — нижнего бугра четверохолмия и внутреннего коленчатого тела — превышают размеры подкорковых зрительных центров — верхнего бугра четверохолмия и наружного коленчатого тела, а у обезьяны, напротив, преобладала величина подкорковых центров зрительного анализатора. Какого-либо различия между собакой и обезьяной по степени развития корковой зрительной и слуховой зоны В. П. Зворыкин не обнаружил и пришел к выводу, что смена ведущего анализатора в первую очередь связана с количественными изменениями в его подкорковых образованиях.

Не только острота слуха, но и диапазон воспринимаемых звуковых колебаний не связан с развитием корковых структур, по данным того же автора, полученным путем исследования объема корковых и подкорковых формаций мозга летучей мыши и человека.

Зависимость структуры не только подкорковых, но и корковых образований зрительного и слухового анализатора от экологических факторов у животных, близких в генетическом отношении, но различных по образу жизни, нашла Ж. М. Кухтина. Для морской свинки, животного норкового, малоподвижного, пугливого, со слабо развитой мускулатурой, жизненно важная роль принадлежит слуху, а зрение у него отступает на второй план. Между тем у белки, обладающей исключительной легкостью и подвижностью, ведущей древесный образ жизни, при котором особенно важна правильная и точная ориентировка в пространстве по зрению, зрительная функция преобладает над слуховой. В соответствии с этим, как видно из табл. 140, у морской свинки абсолютные и относительные размеры внутреннего коленчатого тела преобладают над размерами наружного коленчатого тела, а размер нижнего бугра четверохолмия — над размером его верхнего бугра. Между тем у белки, напротив, абсолютные и относительные размеры подкорковых центров зрительного анализатора больше размеров подкорковых центров слухового анализатора. Наряду с подкорковыми образованиями у грызунов увеличивается также размер корковой зоны ведущего анализатора: у белки поверхность зрительных полей занимает 3,3%, а слуховой — 2,2% поверхности полушария, у морской свинки, напротив, поверхность слуховых полей (3,0%) преобладает над поверхностью зрительных (2,1) %.

Исследование мозга сурка привело Ж. М. Кухтину к выводу, что не все звенья анализаторов всегда развиваются параллельно. Прогрессивное развитие получают те звенья анализатора, которые вызывают выполнение наиболее важных для организма ответных реакций в определенных условиях существования животных. У сурка более сложное строение и большие раз-

меры имеют средние
в слуховом анализаторе
дающиеся в межзачаточной
гает Ж. М. Кухтина.
сравнительно хорошие
ровочных реакций на
имеется относительно
возможность анализиро-

Преимуществом
лучшего анализатора
зультаты исследования
у ориентирующихся
относительный объем
больше, чем относительный
баки, ориентирующиеся
посредством зрения
него бугра четверохолмия
печневидного тела
нерва в 6 раз больше
объем дорсального
мышей и летучей мыши
мышей, в соответствии
чительно (в 7 раз) больше
носительный объем
больше, чем у летучей
коленчатого тела у
тучей мыши (табл. 140).

Таким образом,
между функциональными
томическими показателями
отделов различных
только на первое место
ных выше авторов, а
доемкие исследования
тектонических формаций
ронов, которое в н

§ 8. КОРКОВЫЕ ЦЕНТРЫ
ПОЛУШАРИЯ, ИХ РАЗВИТИЕ
И РАЗВЕТВЛЕНИЕ

СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ
ПОЛУШАРИЯМИ
Исследования
и левом полушарии
татам прежде всего

меры имеют среднемозговой отдел зрительного анализатора, а в слуховом анализаторе большие размеры имеют звенья, находящиеся в межуточном мозге и коре. Такое строение, как полагает Ж. М. Кухтина, может указывать на то, что у сурка имеется сравнительно хорошее, не уступающее белке, развитие ориентировочных реакций на зрительные раздражения и в то же время имеется относительно хорошая, не уступающая морской свинке, возможность анализа и синтеза звуковых раздражений.

Преимущественное развитие морфологических структур ведущего анализатора обнаружено также у рукокрылых (см. результаты исследования Лютгемейера в главе 6, § 5 и табл. 137). У ориентирующихся по слуху летучей мыши, ночницы и кожана относительный объем внутреннего коленчатого тела в 3 раза больше, чем относительный объем того же ядра у летучей собаки, ориентирующейся во внешней среде главным образом посредством зрения и обоняния. Относительная величина нижнего бугра четверохолмия у летучих мышей в 5 раз, ядра трапезиевидного тела в 2—3 раза, вентрального ядра улиткового нерва в 6 раз больше, чем у летучей собаки. Относительный объем дорсального ядра улиткового нерва сходен у летучих мышей и летучей собаки, но объем верхней оливы у летучих мышей, в соответствии с наблюдениями В. П. Зворыкина, значительно (в 7 раз) больше, чем у летучей собаки. Напротив, относительный объем зрительного анализатора у летучей собаки больше, чем у летучей мыши: относительный объем наружного коленчатого тела у летучей собаки в 4 раза больше, чем у летучей мыши (табл. 257).

Таким образом, в первом приближении имеется совпадение между функциональными признаками и количественными анатомическими показателями развития подкорковых и корковых отделов различных анализаторов. Мы позволяем себе указать только на первое приближение, потому что в работах приведенных выше авторов, которые произвели весьма обширные и трудоемкие исследования, определен был только объем цитоархитектонических формаций и не было определено количество нейронов, которое в них содержится.

§ 8. КОРКОВЫЕ СТРУКТУРЫ. ВОПРОСЫ ДОМИНАНТНОСТИ ПОЛУШАРИЯ, ИНДИВИДУАЛЬНЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ МОЗГА И РАЗВИТИЯ ЯДЕРНЫХ ЗОН АНАЛИЗАТОРОВ

СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ ВЕЛИЧИНОЙ КОРКОВЫХ ПОЛЕЙ В ОБОИХ ПОЛУШАРИЯХ И КОЭФФИЦИЕНТ АСИММЕТРИИ У ЧЕЛОВЕКА

Исследования соотношений между величиной полей в правом и левом полушариях не привели еще к определенным результатам прежде всего из-за того, что вариабельность велика и

количество наблюдений еще недостаточно для статистически достоверных выводов. До настоящего времени имеются лишь указания, что поле 42 слуховой зоны обычно имеет большую площадь в доминантном, а полярное поле верхней височной области, при поражении которого описана амузия, имеет большую поверхность в субдоминантном полушарии (Какешита, 1925; С. М. Блинков, 1940). Кроме того, в доминантном полушарии преобладает поверхность центрального поля височно-теменно-затылочной области.

Как ни малочисленны наблюдения (наибольшее количество полушарий взрослого человека, в которых измерялась величина полей той или иной области, насколько нам известно, не превышает 20), все же уже сейчас можно сделать твердый вывод, что одни корковые поля имеют большую площадь в левом, а другие поля имеют большую площадь в правом полушарии того же мозга. Этот вывод вполне соответствует клиническим наблюдениям, из которых следует, что редко встречаются люди «абсолютные» левши или «абсолютные» правши. Как правило, доминантность левого полушария в отношении одних (двигательных, зрительных, речевых) функций сочетается у одного и того же человека с доминантностью правого полушария относительно других функций.

Далее оказалось, что одно и то же поле в серии наблюдений больше то в левом, то в правом полушарии, независимо от того, был ли человек правшой или левшой, и эта разница для одних полей велика, а для других мала. Таким образом, одни поля более симметричны, а другие менее симметричны.

Обозначим разность между величиной поля в левом и правом полушарии как $V_{\text{лев.}} - V_{\text{прав.}}$. Для каждого поля величина ($V_{\text{лев.}} - V_{\text{прав.}}$) представляет собой в серии полушарий в одних случаях положительную величину, а в других отрицательную. Поэтому сумма разностей между величиной поля в правом и в левом полушарии одинаково стремится к нулю во всех полях как симметричных, так и асимметричных. Действительно, средняя величина поверхности всех височных формаций в левых полушариях поразительно сходна с их средней величиной в правых полушариях (табл. 258). Поэтому при вычислении средней разности необходимо отбросить знак + или —. Для того, чтобы выявить степень асимметрии формаций — областей и полей, мы (С. Б.) предложили коэффициент асимметрии, который выражается в процентах от средней величины формации:

$$K = \frac{\sum (V_a - V_b)}{n \cdot M} \cdot 100,$$

где V_a — величина формации в том полушарии, в котором она больше, V_b — величина формации в том полушарии, в котором она меньше, n — число наблюдений, а M — средняя величина формации.

Как видно из табл. 258, коэффициент асимметрии для верхней височной области, в пределах которой находится сенсорная речевая зона Вернике, выше, чем для других височных областей.

По средним размерам поверхности верхней височной области не обнаруживается какой-либо разницы между обоими полушариями, и в этом отношении верхняя височная область ничем не отличается от базальной височной области. Однако коэффициент асимметрии устанавливает разницу между этими областями; для верхней височной области он равен 16,6%, а для базальной — всего 11,8%.

Пользуясь данными Е. П. Кононовой (1935, 1938), мы вычислили коэффициент асимметрии суммарной величины поверхности полей 44 и 45 (так называемой речевой зоны Брока), а также суммарной поверхности полей 11 и 12 лобной области, которые к этой зоне не относятся. Средняя величина поверхности полей 44 и 45 оказалась равной 2634 мм² и коэффициент асимметрии — 17,4%. Средняя площадь полей 11 и 12 равна 2229 мм², а коэффициент асимметрии этих полей равен всего 12,6%.

Таким образом, коэффициент асимметрии моторной речевой зоны Брока оказался весьма сходен с коэффициентом асимметрии сенсорной речевой зоны Вернике.

СУЩНОСТЬ ИНДИВИДУАЛЬНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ КОРКОВЫХ ПОЛЕЙ

Один мозг отличается от другого относительной величиной разных его отделов. Иногда передний (лобный) отдел больших полушарий развит больше, а иногда меньше, чем их задний (теменной и затылочный) отдел. Этот факт выясняется не только путем измерения поверхности различных цитоархитектонических областей, но определяется уже простым глазом по положению центральной борозды: в случае преобладания поверхности лобной области над поверхностью теменной и затылочных областей верхний конец центральной борозды смещен назад, а в случае преобладания поверхности теменной и затылочной областей над поверхностью лобной — борозда располагается вертикально. На изменчивость наклона центральной борозды указывал Л. В. Блуменау (1925) и др. авторы.

Само собой разумеется, что преобладание у одних людей передних (лобных) формаций над задними (теменными и затылочными), а у других людей — задних формаций над передними не может не иметь своего отражения в функциональных особенностях мозга. Надо заметить, что индивидуальной изменчивости подвержены не только соотношения между формациями переднего и заднего отдела коры полушария, но также весьма изменчивы у разных людей соотношения между областями, а в пределах областей — соотношения между величиной полей.

Исследование височной области в серии полушарий привело нас к выводу, что в одних полушариях относительно преобладает величина верхней височной подобласти, преимущественно связанная с анализом и синтезом звуковых раздражений, между тем как ■ других полушариях преобладает относительная величина средней или базальной височной подобласти (табл. 259).

Как видно из табл. 259, в одних случаях (например, в наблюдении 5) относительная величина полей верхней височной подобласти превышает ее среднюю величину, вычисленную на основании измерения серии полушарий, в других случаях (наблюдение 4) превышает относительная величина полей средней височной подобласти, ■ третьих — увеличена поверхность полей базальной височной подобласти (как в наблюдении 1). По-видимому, подобного рода изменчивость связана с индивидуальными особенностями в развитии некоторых, например, музыкальных, слуховых функций. Оказалось далее, что преобладание в каком-либо мозгу величины поверхности определенной области (или поля) сочетается с рядом признаков макро- и микроскопического строения коры большого мозга. Эти признаки заключаются в большем или меньшем количестве вторичных и третичных борозд, количестве и величине поверхностных и глубоких переходных извилин, яркости выражения цитоархитектонических признаков, отличающих поле от соседних с ним полей, развитии переходных зон, смешанных по структуре между соседними полями, густоте расположения клеток в различных слоях и др. Перечисленные признаки, наряду с величиной поверхности, следует рассматривать как показатели степени развития корковых полей в каждом отдельном случае. Чем больше у того или иного человека величина поверхности какого-либо поля превышает его среднюю величину, тем более сложен рельеф извилин, на которых располагается поле, тем ярче в нем выражены специфические особенности структуры, тем больше межуточные (переходные к соседним полям) формации приобретают черты этого поля и могут даже быть к нему причислены. Напротив, поле, поверхность которого в данном мозгу меньше средней величины, располагается на извилинах, слабо подразделенных на вторичные и третичные извилины, и имеет менее четко выраженные опознавательные признаки строения. Оно слабее отграничено от соседних полей и даже иногда приобретает на большом протяжении признаки соседних полей.

Для каждого мозга можно было бы дать формулу, которая выражала бы характерное именно для этого мозга развитие отдельных областей и полей и которая указывала бы на области и поля, которые получили в этом мозгу преимущественное развитие.

Сущность индивидуальности поля, таким образом, относительна, в нем с ним поле, относительного уровня, чина поля) совпадает, извилин и цитоархитектоническая характеристика, сравнительном плане, скопических признаков, присущими другим по

СТРУКТУРА КО

Зрительной (или слуховой) в коре наиболее развитого (или слухового) мозга в 2—3 раза меньше. Поверхность слуховой коры — 3% поверхности зрительной коры. В зрительной коре клетки в IV и V слоях, крупные клетки Кахалы, в слуховой коре еще В. А. Б. Поминающие собой «шпиль» данным (С. М. слуховой коре, в слоях клеток. Они имеют встречаются поодиночке, клеток по своей величине (шимпанзе, оранга, и руживаются.

Если учесть, что в одном полушарии гигантских клеток, т. е. одного полушария, в нашем опыту (без гигантских клеток бой центрального поля, потому что оба поля, центральное, поминания центральное, обоняется чрезвычайно, шой величины. Вслучае «кониос» — пыль, Г.

Сущность индивидуальной изменчивости каждого коркового поля, таким образом, заключается в уровне его развития относительно других и, в первую очередь, соседних с ним полей. Оказывается, что при определении этого относительного уровня количественная характеристика (величина поля) совпадает с качественной характеристикой строения извилин и цитоархитектонических признаков поля. Но эта качественная характеристика также должна быть установлена в сравнительном плане, т. е. путем сопоставления макро- и микроскопических признаков, присущих данному полю, с признаками, присущими другим полям того же полушария.

СТРУКТУРА КОРКОВЫХ КОНЦОВ АНАЛИЗАТОРОВ

Зрительной (или слуховой) корой нами обозначается место окончания в коре наибольшей части волокон центрального зрительного (или слухового) пути. Слуховая кора занимает у человека в 2—3 раза меньшую поверхность, чем зрительная кора. Поверхность слуховой коры равна у него около 0,3—1,0%, а зрительной — 3% поверхности полушария.

В зрительной коре описаны солитарные весьма крупные клетки в IV и V слоях (пирамидные клетки Мейнерта и звездчатые клетки Кахаля), но количество их не известно. В слуховой коре еще В. А. Бец описал одиночные большие клетки, напоминающие собой «меньший сорт гигантских клеток». По нашим данным (С. М. Блинков, 1940), в каждом полушарии в слуховой коре, в слоях III³, IV и V находится около 4000 таких клеток. Они имеют пирамидную, звездчатую и другие формы, встречаются поодиночке, резко выделяются среди окружающих клеток по своей величине, их длина достигает 80 мк. У обезьян (шимпанзе, оранга, гиббона и мартышки) эти клетки не обнаруживаются.

Если учесть, что в двигательном гигантоклеточном поле 4 в одном полушарии у взрослого человека имеется всего 34 000 гигантских клеток, то 4000 гигантских клеток в слуховой коре одного полушария представляются достаточно большим количеством. В поле 17 гигантских клеток Кахаля и Мейнерта, по нашему опыту (без специальных подсчетов) не меньше, чем гигантских клеток в слуховой коре. Поле 17 представляет собой центральное зрительное, а поле 41 — центральное слуховое поле, потому что оба они располагаются на месте главного окончания центрального афферентного пучка волокон. Структура обоих полей, помимо наличия отдельных гигантских клеток, отличается чрезвычайно густым расположением клеток небольшой величины. Вследствие обилия мелких клеток оба поля обозначаются как «кониокортекс» — пылевидная кора, от греч. «кониос» — пыль. Поле 17 и поле 41 окружены двойным поясом

переходных полей. Поля первого пояса — поле 18 в затылочной области и поле 42 в верхней височной — отличаются появлением в слое III³ сравнительно крупных пирамидных клеток. Поля второго пояса — поле 19 в затылочной области и поле 22 в височной — отличаются значительно меньшим количеством клеток, более редким расположением клеток в V слое, где они имеют более крупные размеры, чем клетки того же слоя в полях 42 и 18, и, наконец, тонкой радиальной исчерченностью.

Относительная величина поля 17 от обезьян к человеку падает. Его поверхность равна у мартышки 41%, у орангутана — 40%, а у человека — 25% поверхности затылочной области. Относительная же величина полей переходных, а именно 18 и 19, у человека увеличивается (И. Н. Филимонов). Иначе дело обстоит в слуховой коре. Поверхность центрального поля слуховой коры (поля 41) от обезьян к человеку увеличивается и составляет у низших обезьян около 2%, у антропоморфных 4%, а у человека 10% верхней височной подобласти (С. М. Блинков). Кроме того, как показало исследование А. С. Арутюновой, поле 41 в онтогенезе у человека во внутриутробном периоде и после рождения увеличивается в большей мере, чем поле 22. Все эти факты свидетельствуют о том, что поле 41 имеет существенное значение для высшей нервной деятельности человека.

Как известно, Кэмпбелл, Геншен и другие морфологи, клиницисты и психологи полагали, что структура корковых концов анализаторов включает так называемые первичные поля, вокруг которых располагаются так называемые вторичные поля. При этом предполагается, что первичные сенсорные поля, расположенные на месте главного окончания центральных чувствительных путей (зрительного, слухового и общечувствительного), являются примитивными по функции: они только переадресовывают импульсы в соответствующие соседние с ними «вторичные» зоны, которые являются субстратом высших функций.

До настоящего времени в морфологии и клинике обращается внимание главным образом на факты, подтверждающие концепцию Кэмпбелла — Геншена. Так, в корковой зоне зрительного анализатора, по Кэмпбеллу, первичным сенсорным (т. е. «ядерной зоной») является поле 17, в котором заканчивается центральный зрительный путь, а вторичными — поля 18 и 19, окружающие поле 17. Факт, что у человека по сравнению с обезьянами относительная величина полей 18 и 19 увеличивается, а относительная величина поля 17 уменьшается, рассматривается как доказательство того, что вторичные поля для высшей нервной деятельности человека имеют большее значение, чем первичные поля.

В височной области
является поле 41. Находясь
центрального слухового пути
что в процессе развития у че
ше, чем поле 22. свидетель
слухового анализатора соот
концепции Кэмпбелла — Ген
подчеркивают значение цен
тора для высших форм нер

В височной области первичным сенсорным по Кэмпбеллу является поле 41, находящееся на месте главного окончания центрального слухового пути, а вторичным — поле 22. Тот факт, что в процессе развития у человека поле 41 увеличивается больше, чем поле 22, свидетельствует о том, что в корковой зоне слухового анализатора соотношения складываются не в пользу концепции Кэмпбелла — Геншена. Эти соотношения, напротив, подчеркивают значение центральной зоны слухового анализатора для высших форм нервной деятельности человека.

Глава XIV

ГЛИЯ

§ 1. ЗАДАЧИ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ОПРЕДЕЛЕНИЙ ГЛИАЛЬНЫХ КЛЕТОК

Полагают, что в мозгу глиальных клеток, примерно, в 10 раз больше, чем нейронов (Галамбос — Galambos, 1961). Мы нашли в среднем в 1 мм³ мозгового вещества 80—100 тыс. глиальных клеток; отсюда следует, что в головном мозгу человека содержится 100—130 млрд. глиальных клеток, т. е. мы получили величину того же порядка, что и Галамбос. Распределение этих клеток в различных формациях головного мозга у человека и животных, изменение количества глиальных клеток в процессе развития, соотношения между различными формами — астроцитами, олигодендроцитами и микроглиоцитами — в различных цитоархитектонических формациях, ядрах и корковых полях, а также проводящих системах не могут быть установлены без точных количественных определений.

Особенно велико значение количественных исследований глии в невропатологии.

В настоящее время общепризнано, что глиа принимает большое участие в различных процессах, протекающих в мозгу в норме и патологии, особенно в реакциях мозга на различные вредности, интоксикации, инфекции, травмы, нарушения обмена, кровоснабжения (Л. И. Смирнов, 1941; М. М. Александровская, 1950; П. Е. Снесарев, 1955; Балтазар — Balthazar, 1952, и др.).

При описании и анализе патогистологических изменений в центральной нервной системе авторы, наряду с качественными изменениями глии, как правило, констатируют увеличение или уменьшение количества глиальных клеток, не прибегая к количественным определениям. Среди большого количества исследований, посвященных глии в патологии, работы, в которых количество глиальных клеток характеризуется мерой и числом, составляют еще очень незначительную часть. Между тем в литературе уже накоплен некоторый материал, в котором, наряду

с данными о количестве глии, содержатся сведения о глиальном индексе, т. е. о количественных соотношениях между глиальными клетками и нейронами в различных структурах серого вещества головного мозга.

Глиальным индексом называется отношение количества глиальных клеток к количеству нейронов в одном и том же объеме мозгового вещества. При этом считают суммарно все типы нейронов и формы глии. Этот индекс был обозначен Фриде (Friede, 1953) как Gliaindex, Бриззи и Джейкобсом (Brizzee, Jacobs, 1959) как *glia/neuron index*, Хокинсом и Ольшевским (Hawkins, Olszewski, 1957) как *glia/nerve cell index*. Фриде связывал глиальный индекс с уровнем обменных процессов. Во всяком случае соотношение между нейронами и глией в норме является существенным признаком структуры нервных центров, а нарушение этих соотношений является признаком, который способствует качественной и количественной оценке патологического процесса в центральной нервной системе.

§ 2. РАЗМЕР ГЛИАЛЬНЫХ КЛЕТОК

Диаметр ядер астроцитов равен 8—10 мк, по Келликеру (Kölliker, 1896), от 4 до 8 мк — по Глису (Glees, 1955), от 4 до 7,5 мк — по Шлоте (Schlote, 1959). Диаметр ядер у олигодендроглиоцитов меньше, чем у астроцитов, но больше, чем у микроглиоцитов. Однако размер ядра отдельных микроглиоцитов может превышать диаметр олигодендроглиоцитов и достигать у человека 12,6 мк, макака — 10,6 мк и у кролика — 8,1 мк (Глис, 1955).

Круглые и овальные ядра астроцитов, как правило, крупнее ядер олигодендроглиоцитов, имеющих правильную шаровидную форму, а ядра микроглиоцитов с их неправильной формой имеют наименьшие размеры. Следует помнить, что под микроскопом на микротомном срезе видны ядра, как полностью находящиеся в плоскости среза, так и срезанные микротомным ножом горбушки. Поэтому вычисленная по микроскопическим препаратам средняя величина ядер будет зависеть от диаметра ядра и толщины среза. Чем тоньше срез и чем больше ядро, тем больше на микротомном срезе количество тангенциально срезаемых горбушек, которые, естественно, имеют меньший диаметр, чем ядра, у которых диаметр измерен по экватору (см. гл. I). Это обстоятельство редко принимается во внимание, хотя оно существенно влияет на результаты измерений. Так, Каммермейер нашел, что площадь ядер астроцитов и олигодендроглиоцитов на 20-микронных срезах представляется почти вдвое большей, чем на 10-микронных срезах. Автор на 10-микронных срезах нашел площадь проекции ядер олигодендроглиоцитов равной в среднем от 15,15 до 18,69 мк², а площадь проекции ядер астро-

цитов — от 22,20 до 27,60 мк^2 . Колебания размеров площади зависели также от способа фиксации. Не исключено, что различные фиксирующие жидкости по-разному сморщивают ядра микроглиоцитов и астроцитов. Размер микроглиоцита (расстояние от тела клетки до наиболее удаленного протоплазматического отростка) достигает у человека 100 мк , а у обезьяны — 61,6 мк (Глис). По Девульффу (Dewulf, 1937), у макака расстояние от ядра до конца наиболее удаленного отростка составляет 42 мк , а у самых крупных клеток — до 60 мк . Если это расстояние превышает 60 мк , автор считает клетку патологически измененной. Об объеме глиальных клеток вместе с их отростками мы в литературе сведений не нашли.

§ 3. ГЛИАЛЬНЫЙ ИНДЕКС

ГЛИАЛЬНЫЙ ИНДЕКС У ВЗРОСЛОГО ЧЕЛОВЕКА

Глиальный индекс $\frac{N_{\text{гл}}}{N_{\text{нейр}}}$, где $N_{\text{гл}}$ — количество глиальных клеток, а $N_{\text{нейр}}$ — количество нейронов в одном и том же объеме мозгового вещества, вычисляется либо путем определения количества глиальных и ганглиозных клеток в 1 мм^3 мозгового вещества и деления первого числа на второе, либо вычисляется без определения количества клеток в 1 мм^3 . В последнем случае достаточно на одних и тех же срезах, на одной и той же площади подсчитать количество глиальных и ганглиозных клеток и разделить первое число на второе. Таким образом, глиальный индекс в противоположность плотности расположения клеток может быть однозначно определен независимо от сморщивания ткани при фиксации, заливке и изготовлении микроскопических препаратов. Однако, как уже указывалось в гл. I, величина глиального индекса в большой степени зависит от толщины срезов и особенно от того, как подсчитывали нейроны — по клеточным телам, ядрам или ядрышкам. При подсчете нейронов по их телам индекс получается значительно ниже, чем при подсчете нейронов по их ядрышкам.

Впервые М. С. Мильман (1936) и его сотрудница А. Я. Арутюнова (1938) сопоставили количество глиальных и ганглиозных клеток в одном и том же объеме мозговой ткани. Глиальный индекс в верхней лобной извилине взрослого человека, по их подсчетам, произведенным на 5-микронных срезах, равен от 0,8 до 2,1. Эта величина довольно близка к той, которая получена Хокинсом и Ольшевским (1960) при подсчетах в коре височной доли человека на 20-микронных срезах. Вышеупомянутые авторы, по-видимому, подсчитывали тела ганглиозных клеток.

Глиальный индекс различен в разных слоях коры большого мозга. На табл. 260 и 261 сопоставлены данные, полученные

различными авторами при подсчете у которых не было возможности констатировать небольшие, что индекс в слое III у здоровыми, он у них, так в слое V. Только при старческой другим психическим состоянием III выше, чем в слое V особой избирательности порывании.

У людей, у которых не было системы, глиальный индекс в бугре, гипоталамусе, черномолунаков. Он несколько выше в ядрах моста (табл. 262).

Глиальный индекс в различных ядрах зрительного бугра (thalami) колеблется от 2,9 до 4,7. В точных телах на 20-микронных срезах крупноклеточном ядре (4,7). При кататонии и паранойе медиального ядра более высокие, при кататонии и паранойе значительно больше, чем в ядре, что указывает на изменения различных формаций.

Трефф — Hempel, Treff, 1959. Произведенное нами определение формаций у 4 людей, приводя к выводу, что промежуточное место занято индексом гигантоклеточного ядра locus coeruleus и близлежащих ядер (табл. 2). Индекс оказался близок к индексу в верхнем холме (2) и до 17. (10 наблюдений) в

¹ Хемпель и Трефф медиальное ядро англо-американских авторов выделили в его состав

различными авторами при исследовании корковых полей у людей, у которых не было заболевания центральной нервной системы («здоровые»), и у больных, умерших в психиатрической больнице («больные»). У больных по сравнению со здоровыми можно констатировать небольшое увеличение индекса в слое V и значительное увеличение индекса в слое III. Несмотря на то, что индекс в слое III у больных увеличен по сравнению со здоровыми, он у них, так же как и у здоровых, ниже, чем в слое V. Только при старческом слабоумии, в противоположность другим психическим заболеваниям, глиальный индекс в слое III выше, чем в слое V, что, очевидно, свидетельствует об особой избирательности поражения слоя III при этом заболевании.

У людей, у которых не было поражения центральной нервной системы, глиальный индекс в базальных узлах, зрительном бугре, гипоталамусе, черном веществе и заднем холме почти одинаков. Он несколько выше в зубчатом ядре мозжечка и ниже в ядрах моста (табл. 262).

Глиальный индекс в различных формациях дорсо-медиального ядра зрительного бугра (*supranucleus medialis dorsalis thalami*)¹ колеблется от 2,9 до 4,7. Подсчет произведен по клеточным телам на 20-микронных срезах. Индекс более высок в крупноклеточном ядре (4,7) и ниже в мелкоклеточном ядре (2,9). При кататонии и паранойе глиальный индекс в формациях медиального ядра более высок: от 4 до 7,3 (табл. 263). Кроме того, при кататонии и паранойе индекс в п. *lateralis* повышается значительно больше, чем в других подразделениях медиального ядра, что указывает на определенную избирательность поражения различных формаций зрительного бугра (Хемпель и Трефф — Hempel, Treff, 1959).

Произведенное нами определение глиального индекса в стволовых формациях у 4 людей в возрасте от 26 до 82 лет, у которых не было признаков поражения центральной нервной системы, приводит к выводу, что в двигательных ядрах черепно-мозговых нервов индекс выше, а в чувствительных — индекс ниже. Промежуточное место занимает верхнее вестибулярное ядро. Индекс гигантоклеточного и парагигантоклеточного ядра ретикулярной формации близок к индексу двигательных ядер, а индекс *locus coeruleus* и нижней оливы сходен с индексом чувствительных ядер (табл. 264). Глиальный индекс в четверохолмьи оказался близок к индексу в чувствительных ядрах, а именно в верхнем холме (2 наблюдения) — от 10 до 12, в нижнем холме (10 наблюдений) в возрасте от 26 лет до 61 года — от 6 до 17.

¹ Хемпель и Трефф медиальное ядро зрительного бугра (дорсо-медиальное ядро англо-американских авторов) обозначили как *supranucleus medialis dorsalis* и выделили в его составе 7 ядер (табл. 263).

ГЛИАЛЬНЫЙ ИНДЕКС В ОНТОГЕНЕЗЕ ЧЕЛОВЕКА

Индекс в коре лобной доли в среднем по всем слоям от новорожденного до ребенка 7 лет поднимается от 0,14 до 0,28, а у взрослого составляет 1,0—1,4 при подсчете клеток по их телам на 5-микронных срезах (М. С. Мильман, 1936).

Индекс в коре верхней лобной извилины в среднем по всем слоям увеличивается от 0,17 у новорожденного до 1,2—1,5 у взрослого и до 2,1 у стариков (А. Я. Арутюнова, 1938) при подсчетах клеточных тел на 5-микронных срезах.

Другие результаты были получены при исследовании глиального индекса в различных формациях медиального ядра зрительного бугра у людей в возрасте от 6,5 лет до 61 года. Индекс повышался к 38—40 годам и затем понижался к 61 году, по данным Хемпеля и Треффа (табл. 265).

Несмотря на то, что вариабильность глиального индекса гигантоклеточного ядра у разных людей очень высока, его вариабильность на разных уровнях ствола одного и того же человека очень мала: коэффициент вариации глиального индекса гигантоклеточного ядра ретикулярной формации у мужчин 28 лет был равен всего 1,3%, а у женщины 28 лет — 1,8%. В каждом стволе разные ядра отличаются друг от друга на всем своем протяжении характерным для них глиальным индексом.

Наши (С. М. Блинков) данные о глиальном индексе в верхнем вестибулярном ядре получили подтверждение в работе В. С. Пономарева. По его подсчетам у человека индекс в верхнем и латеральном вестибулярных ядрах в 1,5—2 раза больше, чем в медиальном вестибулярном ядре. У макака и собаки индекс в верхнем ядре также в 1,5—2 раза больше, а в латеральном — в 4—5 раз больше, чем в медиальном вестибулярном ядре.

Разница между индексом в двигательных и чувствительных ядрах очень отчетливо видна на примере ядер тройничного нерва. По данным М. К. Малоходжаева, в 17 случаях в двигательном ядре тройничного нерва индекс в среднем был равен 46,4, а в чувствительном ядре — 7,1.

В стволовых ядрах у двух людей в возрасте 61 и 82 лет в 9 из 11 ядер индекс был в среднем немного выше, чем в среднем у двух людей в возрасте 26 и 27 лет (табл. 266). Надеюсь установить статистическую достоверность разницы, мы произвели подсчеты ганглиозных и глиальных клеток в гигантоклеточном ядре ретикулярной формации в 500 полях зрения отдельно у мужчины 26 лет и женщины 82 лет. Подсчеты не оправдали наших ожиданий: у более молодого человека индекс был равен $31 \pm 1,3$, а у более старого — $29 \pm 1,7$.

Небольшое увеличение глиального индекса ядер тройничного нерва в старшей возрастной группе по сравнению с более моло-

до было обнаружено М. К.
ядре у людей в возрасте от 10
ный индекс был равен 44,9, а у
13 наблюдения) — 50,3. В ч
нерва индекс возрос с 7,0 у
группы.

ГЛИАЛЬНЫЙ ИНД

Сопоставляя глиальный ин
коровы, свиньи, кролика и мы
воду, что в сравнительно анато
возрастание количества глиал
произвел измерения на параф
окрашенных крезилвиолетом, а
мгтоксилитом — эозином. По-в
вал по их телам.

Вопрос о величине глиальной
инд с животными еще нельзя
Джейкобсу (1959), индекс в
суммарно по всем слоям равен 1
(1961), пересчитанным нами. —
коре большого мозга человека.

А может быть объяснена р
Хокис и Ольшевский (1957)
в лобной и височной коре мо
около 3,5 у кита весом 6500 кг

Авторы подвергли сомнению
ного индекса в филогенезе и пр
коится в зависимости от велич

Увеличение глиального инд
показано Бризи и Джейкобсо
котят на 60-й день после рож
у них равен 13,2, глиальный ин
рых кошек, у которых было рож
около 1,5. Показано было также
в коре большого мозга морск

В сравнительно анатомическ
глиального индекса параллел
(1963), когда он подсчитал ко
манна, приходящихся на ко
(табл. 167). Кроме того, Фрид

разу животных увеличивается
Пуркинье. Такую же зависимо
клеток, приходящихся на одну
аксона Фриде нашел в столу

дой было обнаружено М. К. Малоходжаевым. В двигательном ядре у людей в возрасте от 16 до 40 лет (8 наблюдений) глиальный индекс был равен 44,9, а у людей в возрасте от 40 до 82 лет (3 наблюдения) — 50,3. В чувствительном ядре тройничного нерва индекс возрос с 7,0 у младшей группы до 8,7 у старшей группы.

ГЛИАЛЬНЫЙ ИНДЕКС У ЖИВОТНЫХ

Сопоставляя глиальный индекс в коре у человека, лошади, коровы, свиньи, кролика и мыши, Фриде (1954) пришел к выводу, что в сравнительноанатомическом ряду в коре происходит возрастание количества глиальных клеток (табл. 267.) Фриде произвел измерения на парафиновых срезах толщиной 5 мк, окрашенных крезилвиолетом, железным гематоксилином и гематоксилином — эозином. По-видимому, нейроны он подсчитывал по их телам.

Вопрос о величине глиального индекса у человека по сравнению с животными еще нельзя считать решенным: по Бриззи и Джейкобсу (1959), индекс в коре большого мозга у кошки суммарно по всем слоям равен 1,5, а по данным Рамона и Молинэ (1961), пересчитанным нами, — 2,0, т. е. больше, чем индекс в коре большого мозга человека, по данным Фриде. Впрочем, разница может быть объяснена различием в методике измерений.

Хокинс и Ольшевский (1957) определили глиальный индекс в лобной и височной коре мозга китов. Он оказался равным около 3,5 у кита весом 6500 кг и около 5,0 у кита весом 7150 кг. Авторы подвергли сомнению положение о повышении глиального индекса в филогенезе и предположили, что этот индекс находится в зависимости от величины мозга.

Увеличение глиального индекса в онтогенезе у кошки было доказано Бриззи и Джейкобсом (1959). В двигательной коре у котят на 60-й день после рождения, когда вес головного мозга у них равен 13,2 г, глиальный индекс не достигает 1,0, а у взрослых кошек, у которых головной мозг весит 18,8 г, индекс равен около 1,5. Показано было также увеличение глиального индекса в коре большого мозга морской свинки — от 0,08—0,22 у новорожденной до 0,7—1,5 у взрослой (М. С. Мильман, 1936).

В сравнительноанатомическом ряду животных увеличение глиального индекса параллельно весу мозга нашел Фриде (1963), когда он подсчитал количество глиальных клеток Бергманна, приходящихся на одну клетку Пуркинье мозжечка (табл. 167). Кроме того, Фриде нашел, что глиальный индекс в ряду животных увеличивается параллельно длине аксона клетки Пуркинье. Такую же зависимость между количеством глиальных клеток, приходящихся на одну ганглиозную клетку, и длиной ее аксона Фриде нашел в столбе Кларка, где о длине аксона он

легко мог судить по уровням спинного мозга, на котором располагались исследованные им клетки кларкова столба.

Глиальный коэффициент Хауга — отношение общего объема формации к объему содержащихся в нем ядер глиальных клеток — равен у мыши, ежа, кролика, кенгуру, макака, павиана, шимпанзе и человека в среднем от 200 до 300, а у мыши и у гориллы — около 500. Таким образом, глиальный коэффициент Хауга не зависит от веса мозга животного, между тем как Grauzzellkoeffizient, т. е. отношение объема формации к объему содержащихся в нем ядер ганглиозных клеток, больше у тех видов животных, у которых вес мозга выше.

§ 4. ГУСТОТА РАСПОЛОЖЕНИЯ ГЛИАЛЬНЫХ КЛЕТОК

ГУСТОТА РАСПОЛОЖЕНИЯ ГЛИАЛЬНЫХ КЛЕТОК У ВЗРОСЛОГО ЧЕЛОВЕКА

Количество глиальных клеток в $0,01 \text{ мм}^3$ в полях 24, 8, 9, 40, 18 и 17 на 20-микронных срезах у мужчины 62 лет колебалось от 400 до 900. Оно мало отличалось в разных полях и разных слоях, за исключением поля 17, в котором оно было, особенно в нижних слоях, несколько выше, чем в других полях (табл. 268), по данным Шлоте (Schlote, 1959).

Количество глиальных клеток в белом веществе полушарий при подсчетах на 20-микронных парафиновых и целлоидиновых срезах равно от 840 до 2000 в $0,01 \text{ мм}^3$ (С. М. Блинков).

Как видно из приведенных выше материалов, плотность расположения глиальных клеток в коре большого мозга колеблется по полям и по слоям сравнительно с колебанием количества нейронов в значительно меньших пределах. Более того, плотность расположения глиальных клеток в коре находится в пределах колебаний плотности расположения глиальных клеток в белом веществе полушария.

Количество глиальных клеток в поле 9 при различных психических заболеваниях оказалось в большинстве случаев в пределах, характерных для людей, у которых не было заболевания центральной нервной системы, и лишь при прогрессивном параличе было несколько увеличено (табл. 269; по данным Ферреро, 1947). Сопоставление количества глиальных клеток в формациях медиального ядра зрительного бугра у людей без заболевания центральной нервной системы (группа «здоровых») и у больных (кататоников и паранойиков) произвели Хемпель и Трефф (1959) (табл. 270). У больных по плотности расположения глиальных клеток в общем сохраняются те же соотношения между различными формациями зрительного бугра, которые наблюдаются у здоровых, хотя количество глиальных клеток у

них во всех формациях немного выше, чем у здоровых. При этом больные не отличаются от здоровых по коэффициенту вариации.

Плотность расположения глиальных клеток в стволовых образованиях у взрослых людей, по нашим собственным данным (С. М. Блинков), весьма сходна в различных ядрах у одного и того же человека (табл. 271). Средняя величина колеблется во всех ядрах, кроме VII, — от 864 до 1200, а в ядре лицевого нерва составляет всего 750 (минимум 572, максимум 868) в $0,01 \text{ мм}^3$. В области четверохолмной пластинки, где, по Гагелю и Бодехтелю (Gagel, Bodechtel, 1929), сравнительно много глиальных клеток, а по Ольшевскому и Бакстеру (1954), увеличено количество глиальных клеток-сателлитов, плотность расположения глиальных клеток увеличена, но не намного, до 1200—1318 клеток в $0,01 \text{ мм}^3$.

В двигательном ядре тройничного нерва в $0,01 \text{ мм}^3$ находятся в среднем 942 клетки, по нашим данным, а по М. К. Малоходжаеву, который произвел определения в 20 ядрах, — $820,8 \pm 23,1$ клетки, при этом количество клеток колебалось от 661,5 до 970,4 клетки, а коэффициент вариации был равен 5,2%. В чувствительном ядре тройничного нерва в среднем из 17 ядер количество клеток в $0,01 \text{ мм}^3$ в среднем из 17 определений было равно $913,2 \pm 35,8$ (колебание от 619,0 до 1198, коэффициент вариации — 16,0%). Разница по плотности расположения глиальных клеток между двигательным и чувствительным ядрами тройничного нерва статистически незначима ($t=2,27$), между тем как разница между теми же ядрами по плотности расположения ганглиозных клеток весьма велика и вполне достоверна: в двигательном ядре содержится $17,7 \pm 0,4$ клетки, в чувствительном — $114,9 \pm 7,9$ клетки.

С нашей точки зрения, существенное значение имеет тот факт, что в белом веществе ствола и полушарий плотность расположения глиальных клеток не отличается сколько-нибудь значительно от плотности расположения тех же клеток в ядрах и корковых полях. Количество глиальных клеток в пирамидном пучке на уровне нижней оливы оказалось в среднем из 10 определений у различных людей равным $767 \pm 30,6$ (колебание от 622 до 885), квадратическое отклонение — 93 (С. М. Блинков).

Результаты нашего определения плотности расположения глиальных клеток в пирамидном пучке у человека в общем совпадают с данными, полученными Фриде (1961). Он нашел в пирамидном пучке на уровне продолговатого мозга в $0,01 \text{ мм}^3$ 550 клеток, квадратическое отклонение — 110 клеток (табл. 272).

В отличие от нас Фриде нашел, что различные проводящие системы (различные пучки волокон) значительно отличаются между собой по плотности расположения глиальных клеток: от

300 клеток в $0,01 \text{ мм}^3$ в corpus trapezoideum до 1410 клеток в белом веществе лобной доли, а также передней спайке и до 1640 клеток в tractus solitarius.

ГУСТОТА РАСПОЛОЖЕНИЯ ГЛИАЛЬНЫХ КЛЕТОК У ЧЕЛОВЕКА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВОЗРАСТА

Плотность расположения глиальных клеток в пучках волокон в онтогенезе человека значительно повышается в периоде, в котором происходит миелинизация волокон (табл. 273).

Количество глиальных клеток в коре верхней лобной извилины, по данным М. С. Мильмана (1936) и А. Я. Арутюновой (1938), с возрастом увеличивается, а количество нейронов падает (табл. 274).

Увеличение количества клеток-сателлитов нейронов нередко рассматривается в литературе как показатель наличия патологического процесса. С другой стороны, встречаются указания об увеличении количества глиальных клеток с возрастом в связи со старческой дегенерацией. Броунсон (Brownson, 1955 и 1956) исследовал возрастные изменения количества клеток-сателлитов наиболее крупных пирамидных клеток в двигательной коре большого мозга у белых крыс, белых мышей и человека. Сателлитами Броунсон в упомянутой работе обозначал те глиальные клетки, которые находятся в пределах круга, центр которого совпадает с геометрическим центром пирамидной клетки, радиус равен 100 мк . Оказалось, что с возрастом количество клеток-сателлитов на одну пирамидную клетку падает у белых крыс от 1,2 в возрасте 17 дней до 0,54 в возрасте 720 дней, у белой мыши падает от 0,70 в возрасте 21 дня до 0,32 у 700-дневной, а у человека количество глиальных клеток-сателлитов падает от новорожденного до 6 лет с 2,20 до 1,30, затем до 55—60 лет держится на уровне 0,38—0,54 и, наконец, от 60 до 70 лет проявляет тенденцию к повышению до 0,76 (табл. 275). Броунсон пришел к заключению, что изменение количества клеток-сателлитов происходит с возрастом вне зависимости от патологического процесса, а в зависимости от изменения структуры или функции (или структуры и функции) клеток-сателлитов у особей различного возраста.

В медиальном комплексе ядер зрительного бугра увеличения плотности расположения глиальных клеток после 6,5 лет, по-видимому, не происходит (табл. 276). В некоторых формациях количество клеток у человека 61 года по сравнению с ребенком немного повышается, а в других — немного падает.

При сопоставлении густоты расположения глиальных клеток в ядрах мозгового ствола двух людей 26 и 27 лет и двух — 61 и 82 лет мы в 10 из 12 формаций видели незначительное увеличение густоты в старшей группе (табл. 277).

Густота расположения клеток в четверохолмни оказалась, по нашим данным, в среднем по 4 наблюдениям у людей в возрасте от 48 до 61 года равной 1244, а в среднем из 6 наблюдений у людей в возрасте от 26 до 29 лет — 1176 в $0,01 \text{ мм}^3$. В этом случае плотность расположения глиальных клеток у старшей группы оказалась немного выше, чем у младшей.

Когда же мы попытались сравнить густоту расположения глиальных клеток в гигантоклеточном ядре у человека 26 и 82 лет на большом материале, мы достоверной разницы между ними не обнаружили. У мужчины 26 лет количество клеток в этом ядре на разных уровнях ствола в $0,01 \text{ мм}^3$ в среднем при подсчетах в 500 полях зрения было равно $1012 \pm 24,2$, коэффициент вариации — 7,5%, а у женщины 82 лет, также в среднем в 500 полях зрения — $926 \pm 19,1$ клетки, коэффициент вариации — 6,5%.

По М. К. Малоходжаеву, который исследовал ядра тройничного нерва у человека, в двигательном ядре у людей в возрасте от 16 до 40 лет (8 наблюдений) в $0,01 \text{ мм}^3$ находится в среднем 799,9 глиальных клеток, а у людей в возрасте от 40 до 82 лет (3 наблюдения) — 869,3 клетки. В чувствительном ядре количество глиальных клеток соответственно возрастает от 830,5 до 1013,8 в $0,01 \text{ мм}^3$. Между тем плотность расположения нейронов в двигательном и чувствительном ядре с возрастом немного уменьшается (см. гл. V, § 7).

До настоящего времени количество наблюдений еще слишком незначительно, чтобы можно было сделать твердые выводы о возрастных изменениях плотности расположения глиальных клеток в коре, зрительном бугре и нижнем отделе мозгового ствола. Однако имеющиеся материалы позволяют сделать заключение, что если изменения в пожилом возрасте и имеют место, они, как правило, не велики.

ГУСТОТА РАСПОЛОЖЕНИЯ ГЛИАЛЬНЫХ КЛЕТОК У ЖИВОТНЫХ

У взрослой кошки в коре задней сигмовидной извилины в $0,01 \text{ мм}^3$, по Рамону и Молинэ (1961), находится 471 клетка, а по Бриззи и Джейкобсу (1959) — 994 клетки. Плотность расположения клеток по Бриззи и Джейкобсу с возрастом увеличивается и составляет у котенка 60 дней весом 0,5 кг — 572 клетки, а у кошки весом 2 кг — 972 клетки в $0,01 \text{ мм}^3$.

По данным А. С. Арутюновой, плотность расположения глиальных клеток у собаки немного выше, чем у человека: в $0,01 \text{ мм}^3$ у собаки находится в переднем двухолмни 1290—1380, в центральном веществе сильвиева водопровода — 1376 и в ядре глазодвигательного нерва 1290—1380 клеток.

В ядре лицевого нерва у макака при подсчете в 4 наблюдениях в $0,01 \text{ мм}^3$ оказалось в среднем 1050 клеток, а у собаки —

также ■ 4 наблюдениях — 1194 клетки. Таким образом, густота расположения глиальных клеток у собаки и обезьяны примерно в 1,5 раза больше, чем у человека.

Плотность расположения глиальных клеток ■ молекулярном слое коры мозжечка ■ большом ряду животных исследовал Фриде (1963) (табл. 167). Количество клеток на единицу объема колеблется от 12 ± 2 у свиньи до 60 ± 8 у канарейки. У коровы и человека, лошади, овцы, лося, собаки, льва и кошки количество клеток в единице объема колебалось в пределах от 21 до 30. При этом оно было одинаково у коровы и кошки (22). Более высокая плотность была обнаружена у макака (35) и мелких животных — песчанки, крысы, а также мыши, попугая, канарейки (от 49 до 60).

У макака, по данным Фриде, плотность расположения глиальных клеток ■ молекулярном слое коры мозжечка немного больше, чем у человека. Между тем в ядре лицевого нерва, по нашим данным, у макака плотность расположения глиальных клеток ■ $1\frac{1}{2}$ раза больше, чем у человека.

Количественные определения плотности расположения глиальных клеток у животных в эксперименте мы встретили лишь у Жозефа (Joseph, 1953). После перерезки заднего столба на одной стороне в нижнем шейном отделе спинного мозга количество глиальных клеток было увеличено по сравнению с здоровой стороной через 10 дней в 1,8 раза, 20 дней — в 3 раза, 50 дней — в 3,4 раза и через 100 дней — в 4,5 раза. В противоположность периферическим нервам, в которых увеличение количества клеток при перерождении волокон достигает максимума через 25 дней, в спинном мозгу увеличение количества клеток продолжается значительно дольше. В спинном мозгу количество клеток сначала увеличивается, вследствие фагоцитоза, ■ затем в связи с образованием рубца. На десятый день возрастает по преимуществу количество астроцитов, на 20-й день — количество олигодендроглиоцитов, а затем снова увеличивается по преимуществу количество астроцитов.

В наших совместных с М. В. Пуцилло и А. С. Арутюновой экспериментах мы нашли в сдавленных участках мозгового ствола у собак и кроликов увеличение плотности расположения глиальных клеток, а также увеличение плотности расположения нейронов и густоты капиллярной сети.

§ 5. СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ КОЛИЧЕСТВОМ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ ГЛИАЛЬНЫХ КЛЕТОК

В коре большого мозга содержится примерно одинаковое количество астроцитов и олигодендроглиоцитов, вместе они составляют 90% всех глиальных клеток, только 10% падает на долю микроглиоцитов (Поуп, цит. по Глис — Glees, 1958).

Соотношение между количеством астроцитов и олигодендроглиоцитов в коре большого мозга у различных животных. По Глису (Glees, 1955). В зрелом мозге соотношение между количеством астроцитов и олигодендроглиоцитов равно 61,5:29,0:9,5. Таким образом, в коре большого мозга значительное преобладание астроцитов над олигодендроглиоцитами. По данным Глиса (1958).

Таким образом, данные различных авторов о процентном содержании в коре большого мозга астроцитов и олигодендроглиоцитов несколько расходятся относительно соотношения между количеством астроцитов и олигодендроглиоцитов.

В связи с предположением об изменении соотношения между количеством астроцитов и олигодендроглиоцитов по мере развития мозга (1956) исследовал количество астро- и микроглиоцитов у различных животных, особенно после 50 лет, абсолютного возраста. Броунсон, среди животных, особенно после 50 лет, абсолютного возраста, исследовал соотношение между количеством астроцитов и олигодендроглиоцитов. Среди клеток-сателлитов в коре большого мозга преобладают астроциты (в среднем 51%, колебание от 40% до 60%). Разные формы астроцитов (табл. 279).

У макака в различных формах астроцитов преобладают микроглиоциты (в среднем 51%, колебание от 40% до 60%). Разные формы микроглиоцитов (табл. 279). Наименьшее количество микроглиоцитов обнаружено в коре большого мозга у человека (в среднем 10%, колебание от 5% до 15%). По данным Глиса (1958).

Соотношение между количеством трех типов глиальных клеток в полях 24, 8, 9, 40, 18 и 17 исследовал Шлоте (Schlote, 1959). Он подтвердил предположение Шредера, что микроглия заполняет кору равномерно густой сеткой, между тем как по распределению астроцитов и олигодендроглиоцитов имеется определенное различие между полями и слоями. Густота расположения глиальных клеток не зависит ни от ширины слоев, ни от густоты расположения нейронов. Количество астроцитов в различных полях и слоях колеблется от 150 до 300 в $0,01 \text{ мм}^3$, а количество олигодендроглиоцитов — от 100 до 550.

По Глису (Glees, 1955), в зрительной коре у человека соотношение между количеством астро-, олиго- и микроглиоцитов равно $61,5 : 29,0 : 9,5$. Таким образом, Глис нашел в коре большого мозга значительное преобладание астроцитов. Среди глиальных клеток-сателлитов в коре большого мозга находится 50—52% олигодендроглиоцитов, 40% астроцитов и от 6 до 10% — микроглиоцитов, по данным Броунсона (Brownson, 1958).

Таким образом, данные различных авторов совпадают относительно процентного содержания в мозгу человека микроглиоцитов и несколько расходятся относительно содержания олигодендроглиоцитов и астроцитов.

В связи с предположением об изменении функций глиальных клеток-сателлитов по мере развития и старения мозга Броунсон (1956) исследовал количественные соотношения между олиго-, астро- и микроглиоцитами у людей различного возраста без признаков поражения центральной нервной системы. С возрастом, особенно после 50 лет, абсолютное количество глиальных клеток, может быть, и возрастает, однако, как показывает исследование Броунсона, среди клеток-сателлитов возрастает количество не одного какого-либо типа, но более или менее равномерно возрастает количество всех трех типов глиальных клеток. Среди клеток-сателлитов больше всего олигодендроглиоцитов (в среднем 51%, колебание от 42 до 65%, табл. 278). В подкорковых формациях у человека, как и в коре, микроглиоцитов меньше 10%. Разные формации отличаются друг от друга по соотношению между количеством олигодендроглиоцитов и астроцитов (табл. 279).

У макака в различных формациях головного мозга было исследовано количество микроглиоцитов, которые были выявлены посредством избирательной импрегнации (Девульф — Dewulf, 1937). Наибольшее количество микроглиоцитов (86 в $0,01 \text{ мм}^3$) было обнаружено в нижней оливе, наименьшее (35 в $0,01 \text{ мм}^3$) — в VI—VII слоях аммонова рога. В большинстве формаций количество микроглиоцитов колебалось в сравнительно небольших пределах — от 50 до 65 в $0,01 \text{ мм}^3$. Судя по нашим и В. С. Пономарева данным, у макака, так же как и у человека,

количество микроглиоцитов не превышает 10% всех глиальных клеток.

Помимо общего количества микроглиоцитов, Девульф определял количество сателлитов нервных клеток и сателлитов сосудов в различных формациях мозгового ствола и коры. Сателлитами он обозначал микроглиоциты, которые находились от ганглиозных клеток (или соответственно — от сосудов) на расстоянии не большем, чем диаметр микроглиоцита (табл. 280). На фоне сравнительно равномерного распределения микроглиоцитов в различных формациях обращает на себя внимание высокое содержание микроглиоцитов в зрительном тракте, серой спайке, наружном ядре зрительного бугра и нижней оливе. Обращает на себя внимание также низкое содержание микроглиоцитов-сателлитов ганглиозных клеток в зубчатой фасции и высокое их содержание в слое пирамид аммонова рога. Но в общем какой-либо закономерности распределения микроглиоцитов из обширных данных Девульфа усмотреть не удастся.

У кошки в моторной зоне коры большого мозга было найдено астроцитов 38,2%, олигодендроглиоцитов — 48,2% и микроглиоцитов — 13,6% (пересчитано по Рамону — Молинэ, 1961). У морской свинки, крота и мыши в зрительном бугре было найдено 57% олигодендроглиоцитов (Криспин-Экснер — Krysipin-Exner, 1952).

§ 6. ОБЩЕЕ КОЛИЧЕСТВО КЛЕТОК В ФОРМАЦИЯХ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Определение суммарного количества ядер ганглиозных, глиальных и эндотелиальных клеток, произведенное Геллером и Эллиотт (1954) биохимическим методом (по содержанию ДНК в единице веса мозгового вещества и в отдельном ядре), привело к парадоксальным результатам (табл. 281).

Плотность расположения клеток в коре большого мозга и мозжечка у человека оказалась не меньше, чем у собаки и кошки. Плотность расположения клеток в белом веществе мозолистого тела у собаки и кошки оказалась равной плотности расположения клеток в коре большого мозга.

Геллер и Эллиотт полагают, что в коре большого мозга отношение количества глиальных клеток к количеству нейронов равно 5:1 и что, таким образом, результаты измерений, произведенных химическим способом, совпадают с результатами измерений, приведенных на микроскопических срезах Тауэр и Эллиотт (1952). Эти авторы нашли в коре большого мозга у собак и кошек от 245 до 308 нейронов в $0,01 \text{ мм}^3$.

При определении у крысы количества всех клеток и отдельно глиальных клеток вместе с эндотелиальными, путем изготовления гомогената и подсчетов с помощью гематоцитометра (Нюрн-

бергер — Nürnberg, 1958), плотность расположения клеток в коре, зрительном бугре и продолговатом мозге оказалась, примерно, одинаковой. В перечисленных образованиях сходно также суммарное количество эндотелиальных и глиальных клеток. Количество глиальных клеток составляет от 70 до 73% суммы глиальных и эндотелиальных клеток.

Среди других формаций выделяется гипоталамус по особой плотности расположения клеток (табл. 282).

§ 7. КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ СТРУКТУРЫ И ФУНКЦИЯ ГЛИИ

Если бы количество глиальных клеток было связано с количеством нейронов, эта связь могла бы проявляться двояким образом: ■ случае положительной связи количество глиальных клеток увеличивалось бы, а в случае отрицательной связи уменьшалось, в тех формациях, ■ которых нейронов больше. Если бы количество глиальных клеток увеличивалось пропорционально количеству нейронов, глиальный индекс был бы во всех формациях головного мозга одинаковым. Между тем, разные формации, как было показано в этой главе, отчетливо отличаются между собой по величине глиального индекса. Приведенные ■ этой главе данные не дают основания полагать, что количество глиальных клеток больше в тех формациях, в которых нейроны расположены более плотно. Предположение об отрицательной связи также отпадает, потому что в белом веществе, в котором нейронов нет, мы отнюдь не видим увеличения количества глиальных клеток. Отсюда вытекает наш первый тезис: количество глиальных клеток не зависит от количества нейронов. Плотность расположения глиальных клеток не определяется плотностью расположения нейронов. При этом нельзя отрицать возможность отдельных исключений. Можно, например, указать на нерезко выраженную положительную связь между количеством глиальных клеток и нейронов, которая обнаруживается при сравнении двигательного и главного чувствительного ядер тройничного нерва.

Теперь обратим внимание на то, что количество нейронов в различных формациях головного мозга человека изменяется от нуля в проводящих путях до 100 000 в 1 мм³ в IV слое зрительной коры. Между тем, количество глиальных клеток в различных формациях серого и белого вещества у человека изменяется в значительно меньших пределах, примерно от 50 000 до 130 000 в 1 мм³. Следовательно, величина глиального индекса зависит от густоты расположения нейронов и совсем не зависит или зависит лишь в небольшой степени от густоты расположения глиальных клеток. Отсюда вытекает наш второй тезис: глиальный индекс отражает плотность расположения нейронов. Это

положение применимо только к формациям головного мозга в норме, т. е. при отсутствии поражения центральной нервной системы. В патологии количество глиальных клеток может увеличиваться (глиальная гиперплазия) или уменьшаться (вследствие гибели части клеток), количество же нейронов в патологии может только уменьшаться. Поэтому увеличение индекса в какой-либо патологически измененной формации может зависеть или от гибели части нейронов, или от увеличения количества глиальных клеток, или от обоих этих факторов вместе. Между тем, уменьшение глиального индекса по сравнению с нормой может зависеть только от гибели части глиальных клеток.

Итак, поскольку глиальный индекс в норме зависит в основном только от количества нейронов, он меньше в тех формациях, в которых они расположены более редко. Поскольку мелкие нейроны располагаются более плотно, а крупные — более редко, глиальный индекс в крупноклеточных формациях выше, чем в мелкоклеточных. Так, глиальный индекс наиболее низок в новой коре, где он в наружном и внутреннем зернистом слоях (II и IV) доходит до 0,5 и 0,7; он более высок в корковых слоях, содержащих более крупные пирамидные клетки (слои III и V), еще выше — в подкорковых узлах, и наибольшую величину имеет в двигательных ядрах мозгового ствола, где он доходит до 70.

В онтогенезе индекс в коре большого мозга возрастает потому, что плотность расположения нейронов в процессе индивидуального развития падает. К старости индекс в коре по некоторым данным увеличивается, по-видимому, в связи с гибелью части нейронов.

Определения, произведенные в ядрах мозгового ствола, позволяют предположить, что в разных ядрах глиальный индекс к старости изменяется различным образом. Такое положение может иметь место, потому что разные типы нейронов отличаются между собой по динамике процесса старения (С. Фохт и О. Фохт, 1956; Вюншер — Wünscher, 1960). В тех формациях, в которых больше быстростареющих и исчезающих нейронов, глиальный индекс, очевидно, будет с возрастом изменяться больше, чем в других формациях.

Индекс у различных млекопитающих колеблется в сравнительно небольших пределах. Он определенно ниже в коре большого мозга грызунов, у которых нейроны расположены более плотно, чем у животных, находящихся на более высоком уровне развития.

При некоторых психических заболеваниях глиальный индекс повышается, по-видимому, главным образом в III слое, т. е. в слое, прогрессивно развивающемся в филогенезе, в котором нейроны особо ранимы.

При определении глиального индекса исходят из суммарного количества всех типов нейронов и из суммарного количества всех трех форм глиальных клеток. Встает вопрос, правомерно ли вообще оперировать общим количеством глиальных клеток, не определяя относительное содержание различных форм в каждой формации? На это следует ответить, что хотя три формы глии различаются между собой по структуре и функции не меньше, чем различные формы лейкоцитов (полинуклеары, лимфоциты, моноциты), общее количество глиальных клеток имеет в неврологии не менее существенное значение, чем общее количество лейкоцитов в гематологии. Разумеется, выяснение относительного содержания различных форм глиальных клеток имеет большое значение, но оно отнюдь не лишает смысла подсчета общего количества глиальных клеток, как определение лейкоцитарной формулы не заменяет подсчета общего количества лейкоцитов.

В норме общее количество глиальных клеток распределено более или менее равномерно по коре, подкорке, мозговому стволу, в сером и белом веществе.

Колебания плотности расположения нейронов настолько велики, что исключают возможность артефактов. Между тем, судя по небольшому размаху колебания густоты расположения глиальных клеток, не исключена возможность, что наблюдаемая в некоторых случаях разница между плотностью расположения глиальных клеток зависит от технических причин, от особенностей сморщивания ткани или от колебания толщины микротомных срезов.

Определения плотности распределения глии, произведенные с помощью совершенно иных методик, — биохимической (Эллиот и Смит) или путем подсчета клеток в гомогенате (Нюрнбергер) — подтверждают вывод о монотонном распределении глии по разным формациям головного мозга человека и животных, хотя и допускают исключения из этого правила.

Равномерное распределение глии объясняется, с нашей точки зрения, следующим образом. Нейроны занимают меньшую часть объема нервной ткани, как это легко убедиться на препаратах, окрашенных по Ниссля или импрегнированных серебром. Сосудисто-капиллярная сеть занимает не более 7% объема ткани (см. гл. XV, § 2). Межклеточное пространство, по данным Горстмана, полученным с помощью электронной микроскопии, занимает около 7% объема мозгового вещества. Таким образом, значительная часть мозгового вещества заполнена глиальными клетками с их отростками. Они упакованы настолько плотно, насколько допускают их размеры. Поскольку тела нейронов занимают относительно небольшой объем, даже значительные колебания в их количестве очень мало отражаются на плотности расположения глии. Точно так же увеличение объема

капиллярной сети на 100% едва ли отразится существенно на пространстве, отведенном глии. На количество глиальных клеток в единице объема могут прежде всего влиять их размеры. Если они упакованы так плотно, как только это возможно, то чем крупнее клетки, тем меньше их помещается в 1 мм³. Поэтому встречающиеся колебания количества глиальных клеток могут быть связаны с различным составом глии, с преобладанием в той или иной формации крупно- или мелкоклеточных форм.

Итак, в противоположность капиллярам, которые располагаются более обильно в сером веществе по сравнению с белым и более густо в тех центрах, которые имеют особо важное значение для нервной деятельности, глия располагается сравнительно равномерно по всей центральной нервной системе, по всему серому и белому веществу.

Галамбос допускает, что глиальные клетки могут принимать афферентные импульсы и передавать их ганглиозным клеткам и что глия имеет такое же значение для возникновения медленных колебаний, какое ганглиозные клетки имеют для возникновения быстрых «острых» волн или «пик». Мозг без глии представляет, с его точки зрения, «гигантский счетчик, действующий наугад без всякой программы», глия организует активность ганглиозных клеток, «как пастух организует свое стадо». Предполагают, что функция хранения следов памяти принадлежит глиальным клеткам-сателлитам корковых нейронов (Глис, 1958). Особенности распределения глии, с нашей точки зрения, противоречат таким представлениям.

Глия находится на пути между источниками питания (капиллярами) и нейронами, и ей, по мнению Фриде, принадлежит роль переносчика питательных веществ из кровеносных сосудов к нейронам. Сами же глиальные клетки, по данным Фриде (1953) и Геллера и Эллотт (1955), потребляют в 12—15 раз меньше кислорода, чем нейроны. Астроциты, отростки которых образуют на стенках сосудов особые пластинки или пуговички (Грей, 1959), связаны с водным обменом и набухают при отеке мозга. Они, по-видимому, связаны также с солевым обменом и, таким образом, влияют на электрическую активность нейронов (Де Робертис — de Robertis, 1961). Основная функция олигодендроглии, по-видимому, заключается в синтезе и сохранении миелина, а также его резорбции после повреждения нервных волокон. Все же в сером веществе, наряду с астроцитами, находятся олигодендроглиоциты, и даже среди клеток-сателлитов, окружающих нейроны, олигодендроглиоциты встречаются не реже, чем астроциты (Броунсон, 1958).

Отростки глиальных клеток располагаются везде, а следовательно, и в области синапсов. Еще Кахаль (Cajal, 1910—1911) рассматривал глию как ткань, способствующую изоляции нейронов, ■ особенности в области синаптических контактов. Сове-

менные взгляды на значение глии в образовании контактов противоречивы. Палад и Палей (1955) нашли, что между пре- и постсинаптическими поверхностями часто находятся отростки глиальных клеток, а Шостранд (Sjostrand), напротив, отрицает участие глии в образовании контактов.

Прежние представления о глии и ее волокнах как о механически поддерживающей ткани, подобной соединительной ткани в других органах, в настоящее время оставлены. Фриде (1953) на основании произведенных им экспериментов утверждает, что глия не является поддерживающей тканью. Форму мозга сохраняет не сеть глиальных волокон, а мягкая мозговая оболочка и разветвления кровеносных сосудов.

Обосновывалось также предположение, что олигодендроглиоциты могут путем сдавления внутримозговых сосудов регулировать распределение кровотока по различным отделам мозга (Каммермейер — Sammermeier, 1960).

Как видно из вышеизложенного, вопросы функционального значения глии и различных ее форм еще далеки от разрешения. Следует полагать, что количественные определения, наравне с другими методами, будут полезны в исследовании этой проблемы. Имеющиеся в настоящее время сведения о плотности расположения глиальных клеток говорят против участия глии, и в частности, астроцитов, в собственно нервной деятельности — восприятии, переработке, передаче нервного возбуждения и хранении его следов.

Глава XV

КРОВΟΣНАБЖЕНИЕ МОЗГА

§ 1. ВНЕМОЗГОВЫЕ И РАДИАЛЬНЫЕ КРОВЕНОСНЫЕ СОСУДЫ

Просвет внемозговых сосудов изменчив. Диаметр артерий мягкой мозговой оболочки уменьшается на 8% при раздражении симпатического нерва, увеличивается на 16% при раздражении парасимпатического нерва и на 55% — при раздражении вестибулярного аппарата. У артерий мягкой мозговой оболочки обезьян диаметром от 20 до 150 мк обнаружена способность расширяться в 2—3 раза при вдыхании CO_2 , кровопотере, повышении кровяного давления и некоторых других условиях. При анемической асфиксии диаметр тех же артерий у экспериментальных животных увеличивается на 50—60%, а вен — на 30—40% (Б. Н. Клосовский, 1951 и 1959). Отсюда следует, что, оценивая результаты анатомического исследования калибра артерий, необходимо иметь в виду возможность не только посмертных изменений диаметра, но также изменений, вызванных причиной смерти и происшедших в агональном периоде.

Диаметр артерий подвержен широкой индивидуальной изменчивости. Даже некоторые крупные артерии могут вовсе отсутствовать. Иногда же артерия удваивается, т. е. отходит не одним, а двумя или больше стволами, и тогда диаметр каждой из них обычно меньше среднего диаметра.

ГЛАВНЫЕ ПИТАЮЩИЕ МОЗГ АРТЕРИИ: СОННЫЕ И ПОЗВОНОЧНЫЕ

Диаметр общей сонной артерии весьма изменчив. Скорость кровотока в мозгу отчасти зависит от соотношения между диаметром внутренней сонной артерии и диаметром внутренней яремной вены. Это соотношение колеблется от 1:3—4 до 1:2 (Ф. И. Валькер, 1928).

У человека через каждую внутреннюю сонную артерию диаметром 2,5 мм в 1 мин протекает 180 мл, а через образующуюся от слияния обеих позвоночных основную артерию а. basilaris диаметром 3,0 мм — 380 мл (Поттер — Potter, 1959). По другим

данным, у человека под наркозом во время хирургической операции установлено, что через каждую внутреннюю сонную артерию в 1 мин протекает от 286 до 494 мл, в среднем 370 мл крови (Хардести и др. — Hardesty a. oth., 1960).

Диаметр внутренней сонной артерии у взрослого человека колеблется, по данным разных авторов, от 2 до 7 мм. Диаметр левой внутренней сонной артерии больше правой на 0,5—1,0 мм, по И. Ф. Крупачеву и Н. Н. Метальниковой (1950), в среднем на 1,3 мм — по Нейманису (Neimanis, 1956).

Диаметр позвоночной артерии у взрослого человека равен 2—3 мм, по Александеру и Пэтнему (1938). Ее средний диаметр слева меньше, чем справа. Диаметр левой позвоночной артерии равен в среднем 3,14 мм, а правой — 3,42 мм, по данным Стопфорда (Stopford, 1916). По данным Нейманиса (1956), окружность левой позвоночной артерии по ее внутренней стенке равна $8,4 \pm 0,1$ мм, а правой — $7,1 \pm 0,1$ мм. Разница между правой и левой артериями у молодых людей отчетлива, ■ у пожилых людей, у которых имеются склеротические изменения стенок артерий, разница стирается (табл. 283). Из таблицы видно, что после 11 лет просвет позвоночной артерии не изменяется.

По данным Гейловой и Кментовой-Скленской (Heilova, Kmentova-Sklenska, 1955), диаметр левых внутренних сонной и позвоночной артерий незначительно больше правых. Однако статистически значимой разницы между правыми и левыми мозговыми артериями, равно как и разницы между диаметром артерий у мужчин ■ женщин, чехословацкие исследователи не обнаружили (табл. 284).

Те же авторы нашли, что наружная сонная артерия у новорожденных больше, ■ у взрослого человека меньше внутренней сонной артерии. С возрастом диаметр мозговых артерий относительно диаметра внутричерепного сегмента внутренней сонной артерии уменьшается (табл. 285).

Диаметр общей сонной артерии у новорожденного человека равен около 2,5 мм, а у взрослого — около 6 мм.

У шимпанзе левая позвоночная артерия, как и у человека, шире правой (Б. К. Гиндце, 1930), а у макака диаметр левой и правой позвоночных артерий одинаков (Сакума — Sakuma, 1961).

Диаметр общей сонной артерии у кролика при кровяном давлении 133 мм рт. ст. равен 1,3 мм (А. Богомолец, 1911).

АРТЕРИИ ВИЛЛИЗИЕВА КРУГА

Диаметр артерий виллизиева круга нами указан по М. А. Тихомирову (1880), Н. Н. Метальниковой (1950), И. Ф. Крупачеву (1957), Б. В. Огневу (1957), Трускотту (Truscott, 1955).

Диаметр передней мозговой артерии колеблется от 0,6 до 5 мм (в среднем — 2,5 мм), передней соединительной артерии — от 0,5 до 4,0 мм (в среднем — 1,5 мм), задней соединительной артерии от 0,5 до 3,0 мм (в среднем — 1,6 мм), задней мозговой артерии — от 1,0 до 4,0 мм (в среднем — 2,6 мм), средней мозговой артерии — от 1,5 до 4 мм.

Значительные колебания диаметра артерий виллизиева круга указываются всеми авторами. Чем больше наблюдений, тем больше размах выявляемых колебаний диаметра. Эта вариабельность не должна удивлять, так как некоторые артерии виллизиева круга могут даже отсутствовать, и круг остается незамкнутым. Изменчивость конструкции виллизиева круга и диаметра составляющих его артерий объясняет, почему так отличаются у разных больных симптомы закупорки одной и той же артерии.

Вне зависимости от диаметра средней мозговой артерии ширина ее внутренней эластической мембраны равна 5 мк, адвентиции 35—40 мк, а ширина мышечной оболочки обычно равна около 10% диаметра артерии (Бэкер, Янон — Baker, Japone, 1959). Толщина стенки средней мозговой артерии до 18 лет равна 15% его просвета, а в возрасте от 18 до 40 лет — 13—14% (М. С. Толгская, 1940).

Средняя мозговая артерия отличается от других артерий мозга слабым развитием мышечной оболочки, поэтому так относительно мала толщина ее стенки. Слабое развитие мышечного слоя и развитие старчески дегенеративного процесса раньше, чем в других артериях, объясняют частое возникновение аневризм в средней мозговой артерии.

Рост просвета передней и средней мозговых артерий совпадает с ростом коры большого мозга. Во все возрастные периоды просвет левых парных артерий больше просвета правых, что находится в соответствии с доминантностью левого полушария (М. С. Толгская, 1940).

Ветви артерий виллизиева круга, питающие большой мозг, подразделяются на периферические и центральные. Периферические, или иначе корковые, образуют на поверхности полушария анастомотическую сеть, от которой отходят внутримозговые артерии, кровоснабжающие кору и белое вещество. Центральные, или иначе базальные, артерии разветвляются в подкорковых узлах, внутренней сумке, зрительном бугре и сосудистом сплетении.

ПЕРИФЕРИЧЕСКИЕ ВЕТВИ АРТЕРИЙ ВИЛЛИЗИЕВА КРУГА

По Б. В. Огневу и Н. Н. Метальниковой (1957), диаметр ветвей передней мозговой артерии колеблется от 0,2 до 1,7 мм, диаметр ветви той же артерии, направляющейся к перекресту зрительных нервов, — от 0,1 до 1,0 мм, диаметр ветвей средней

мозговой артерии — от 0,6 до 1,7 мм и ветвей задней мозговой артерии — от 0,5 до 1,5 мм.

Таким образом, диаметр самых крупных артерий, разветвляющихся на поверхности больших полушарий, не превышает 1,7 мм.

ЦЕНТРАЛЬНЫЕ, ИЛИ БАЗАЛЬНЫЕ, ВЕТВИ АРТЕРИЙ ВИЛЛИЗИЕВА КРУГА

Диаметр артерий у взрослого человека приводится по И. Ф. Крупачеву (1952) и Н. Н. Метальниковой (1950); центральные ветви передней мозговой артерии имеют диаметр, равный 0,6—1 мм, ветви задней мозговой артерии — 0,3—0,4 мм, а. thalamo-tuberina — 0,15—0,6 мм, а. chorioidea anterior — 0,5—0,1 мм (то же по Карпентеру, Нобаку и Моссу — Carpenter, Noback, Moss, 1954); aa. striato-capsulares, отходящие от а. chorioidea anterior, — 0,05—0,6 мм, aa. striato-capsulares, отходящие от а. carotis, — 0,1—0,3 мм, aa. perforatae anterior medialis — 0,3—0,8 мм, aa. perforatae ant. lat. — 0,1—0,5 мм, aa. centrales (ветви средней мозговой артерии) — 0,06—1,3 мм, aa. thalamo-perforatae — 0,2—0,8 мм, а. chorioidea posterior medialis — 0,4—0,8 мм, а. chorioidea posterior lateralis — 0,3—0,9 мм.

По Александру и Пэтнему, диаметр артерий, вступающих в хвостатое тело, равен 51—85 мк, в ограду — 34—36 мк и в наружное коленчатое тело — 34—51 мк.

Итак, диаметр артерий, разветвляющихся в подкорковых узлах, не превышает 1 мм.

ОСНОВНАЯ АРТЕРИЯ (ARTERIA BASILARIS) И АРТЕРИИ, КРОВΟΣНАБЖАЮЩИЕ ПРОДОЛГОВАТЫЙ МОЗГ, ВАРОЛИЕВ МОСТ, ЧЕРЕПНОМОЗГОВЫЕ НЕРВЫ И МОЗЖЕЧОК

Диаметр основной артерии взрослого человека равен от 2,5 до 3,5 мм (по Н. Н. Метальниковой, 1950), от 2,5 до 8 мм, в среднем 4,4 мм (по Траскотту). Толщина стенки основной артерии у ребенка до 1 года в периоде начала дифференцирования сосудистой стенки равна 15—16% диаметра просвета. В возрасте от 1 до 6 лет, в периоде усиленной дифференцировки мышечных элементов, толщина стенки составляет 24—25% диаметра просвета. В возрасте от 6 до 18 лет в так называемом «эластическом» периоде, т. е. периоде усиленной дифференцировки эластической ткани, сосуд становится тонкостенным, но его просвет увеличивается, толщина мышечной оболочки и адвентиции уравнивается и относительная толщина стенки вновь уменьшается до 15—16%.

Итак, с возрастом увеличивается просвет сосуда, в значительной степени совпадая с ростом большого мозга и мозжечка.

От основной артерии к мосту с каждой стороны отходит по 9—10 артерий, их диаметр у взрослого человека равен от 1,0—1,5 мм (С. М. Огнева, 1950). Диаметр ветвей к продолговатому мозгу от основной артерии равен 150—200 мк, от нижней задней мозжечковой артерии — до 400 мк, от верхней мозжечковой артерии — 25—30 мк, от *a. spinalis anterior* — до 100 мк.

Диаметр передней спинальной артерии, *a. spinalis anterior*, равен от 400 мк в шейном отделе до 1250 мк в пояснично-крестцовом отделе. Диаметр корешковых артерий колеблется от 150 до 1200 мк (Пересе и Фракассо — Perese, Fracaso, 1959).

Диаметр артерий, вступающих в зрительный тракт, равен 23—25 мк (Александр и Пэтнем), артерий и вен мозгового конца слухового нерва — 600 мк, периферического конца того же нерва — 50—100 мк (М. У. Скопина, 1958).

Кровоснабжение ядер глазодвигательного, блокового и блуждающего нервов у человека изучали И. И. Чайковская и П. И. Москаленко (1958). К ядрам указанных нервов направляется множество артерий, диаметром от 10—15 до 300 мк, которые образуют капиллярную сеть с петлями диаметром от 25×30 до 60×120 мк. Различные ядра несколько отличаются между собой по размерам этих петель.

Таким образом, артериальные ветви, кровоснабжающие варолиев мост, имеют бóльший диаметр, чем ветви к продолговатому мозгу. Значительная изменчивость диаметра наблюдается не только в артериях головного мозга, но и в артериях спинного мозга и его корешков.

Диаметр мозжечковых артерий у взрослого человека приводится, по данным С. С. Брюсовой (1938), И. Ф. Крупачева (1950), В. Т. Владимировой (1950), С. М. Огневой (1950). Верхняя мозжечковая артерия имеет диаметр, колеблющийся от 1,5 до 2,8 мм, нижняя передняя артерия от 1,0 до 3,0 мм, нижняя средняя мозжечковая артерия — от 1,0 до 1,5 мм и нижняя задняя мозжечковая артерия — от 1 до 4 мм. Диаметр нижней задней мозжечковой артерии более изменчив, чем диаметр других мозжечковых артерий.

ВЕНА. 1956. И

Диаметр вен мягкой мозговой
в теменной доле — от 2 до 3 мм
Dutailis. Delmas. Pertheu. 1956.
теменной доли по сравнению
объяснить тем, что на ее повер
на поверхности лобной доли.
Диаметр большой вены Гал
хов, 1956).

о диаметре вен

Сведения о диаметре вне-
сосудов твердой мозговой об-
роста (1957), К. Д. Балясова (1957),
С. С. Михайлова (1956), М. У. Чифлет (1950).

Диаметр спинальных вен в шейном отделе от 0,4 до 0,8 мм. В грудном отделе — достигает 2 мм.

АРТЕРИАЛЬНЫЕ АНАСТОМОЗЫ
ОБОЛОЧКЕ Б

Артерии мягкой мозговой
внутричерепные (так называе-
но анастомозируют между
ветвей между передней, средне-
й и задней артерией взрослого человека равен д.
Е. Н. Космарской (1961),
и др. (Alajouanine et al., 1959;
Adams, 1953). Между п.
имеется 6—8 а.

По нашим наблюдениям между различными ветвями одной и той же артерии больше чем метр, диаметр которых 100 мк, с ветвью анастомоза. Диаметр анастомозов человека у взрослого (Блинков). Анастомозы межразличный диаметры имеют (С. М. Блинков).

ВЕНЫ МЯГКОЙ МОЗГОВОЙ ОБОЛОЧКИ ГОЛОВНОГО И СПИННОГО МОЗГА

Диаметр вен мягкой мозговой оболочки у взрослого в переднем и заднем отделе лобной доли колеблется от 0,5 до 2 мм, в теменной доле — от 2 до 3 мм (Пти Дютаи с соотрудн. — Petit Dutailis, Delmas, Pertuiset, 1950). Более крупный калибр вен теменной доли по сравнению с лобной, по-видимому, следует объяснить тем, что на ее поверхности крупных вен меньше, чем на поверхности лобной доли.

Диаметр большой вены Галена равен 0,8—3,0 мм (Д. Б. Бекков, 1956).

Сведения о диаметре внемозговых вен, венозных пазух и сосудов твердой мозговой оболочки представлены в работах С. С. Михайлова (1956), М. У. Стунжаса (1956), Ю. И. Милитарева (1957), К. Д. Балясова (1957), Дельма и Шиффле (Delmas, Chifflet, 1950).

Диаметр спинальных вен в *fissura mediana ant.* колеблется в шейном отделе от 0,4 до 0,8 мм, а в нижнегрудном и поясничном отделе — достигает 2 мм (Пересе и Фракассо).

АРТЕРИАЛЬНЫЕ АНАСТОМОЗЫ И ПЕТЛИ В МЯГКОЙ МОЗГОВОЙ ОБОЛОЧКЕ БОЛЬШОГО МОЗГА

Артерии мягкой мозговой оболочки, от которых отходят внутримозговые (так называемые радиальные) артерии, обильно анастомозируют между собой. Диаметр анастомотических ветвей между передней, средней и задней мозговыми артериями у взрослого человека равен до 410 мк, по Б. Н. Клосовскому и Е. Н. Космарской (1961), от 200 до 600 мк — по Алажуанин и др. (Alajouanine et al., 1959). Их средняя величина колеблется в серии наблюдений от 337 до 393 мк (Экен, Адамс — Ecken, Adams, 1953). Между передней и средней мозговыми артериями имеется 6—8 анастомозов указанного диаметра, между средней и задней — 3—5 и между передней и задней — 1—2 анастомоза.

По нашим наблюдениям (С. М. Блинков, 1955), диаметр анастомоза между разными мозговыми артериями и между разными ветвями одной и той же артерии на поверхности больших полушарий больше чем в 50% случаев равен $\frac{1}{3}$ суммы диаметров артерий, которые этот анастомоз соединяют (например, диаметр анастомоза, соединяющего ветвь, диаметром 100 мк, с ветвью, диаметром 300 мк, равен 130 мк).

Диаметр анастомозов между различными артериями мозжечка у взрослого человека колеблется от 250 до 327 мк (Экен, Адамс). Анастомозы между ветвями одной и той же артерии имеют различный диаметр, чаще всего от 10 до 90 мк (С. М. Блинков).

Диаметр анастомозов между тремя мозговыми артериями у человека во внутриутробном периоде не превышает 160 мк (Б. Н. Клосовский, 1951).

Диаметр анастомозов между артериями мягкой мозговой оболочки у собаки доходит до 160 мк, кошки — до 120 мк, кролика — 25—42 мк.

Благодаря анастомозам в мягкой мозговой оболочке образуются замкнутые артериальные петли. Диаметр большинства анастомозов между ветвями передней, средней и задней мозговых артерий у человека, собаки и кошки на внешней поверхности извилин равен 10—20 мк, в глубине борозд — 40—80 мк.

Наибольший размер артериальных петель на поверхности большого мозга у взрослого человека равен 5 мм, плода 7—8 месяцев — 1 мм, плода 5—6 месяцев — 0,4 мм, взрослой собаки — 3 мм, кошки — 0,8 мм, кролика — 1,8 мм (там же).

РАДИАЛЬНЫЕ КОРКОВЫЕ АРТЕРИИ БОЛЬШОГО МОЗГА

Внутримозговые (радиальные) артерии, питающие кору и белое вещество большого мозга, отходят от артерий мягкой мозговой оболочки диаметром не более 400—600 мк у взрослого человека, а у собаки и кошки — от артерий диаметром не более 90 мк (по Б. Н. Клосовскому, 1951).

Расстояние между радиальными артериями, погружающимися в кору большого мозга, равно у взрослого человека 270—495 мк по М. А. Тихомирову (1880), 1000 мк — по Дюрэ (Duret, 1910) или от 80 до 800 мк — по Б. Н. Клосовскому (1951), у плода 7—8 месяцев — от 80 до 160 мк, 5—6 месяцев — от 80 до 400 мк, у собаки — от 40 до 800 мк, кролика — от 80 до 560 мк, большей частью — от 280 до 440 мк (там же).

У взрослого человека диаметр радиальных артерий большого мозга, проникающих через кору в белое вещество, равен 18—45 мк, а артерий, не идущих глубже серого вещества, — 9—18 мк (М. А. Тихомиров). По Б. Н. Клосовскому (1951), диаметр радиальных артерий равен от 14 до 240—300 мк и их длина может достигать 3,5 см.

Путем комбинированной ангиографической и гистологической методики Лазорт с сотр. (Lazortes a. oth., 1962) исследовали радиальные артерии мозга человека и нашли диаметр коротких корковых артерий, кровоснабжающих главным образом II и III слои, равным от 10 до 15 мк, диаметр средних артерий, разветвляющихся главным образом в слоях III и IV, — от 20 до 25 мк и диаметр длинных артерий, разветвляющихся преимущественно на границе между корой и белым веществом, равным от 25 до 35 мк. Диаметр коллатералей, которые отходят главным образом от средних и длинных корковых артерий в различных слоях под прямым углом, достигает 5 мк.

Диаметр радиальных артерий и вен в разных участках коры большого мозга взрослого человека, по Александру и Пэтнему, несколько различен: в поле 6 — от 34 до 35 мк, в поле 44 — от 35 до 41 мк, в поле 4 — от 35 до 42 мк, в полях 1—3 — от 34 до 42 мк, в аммоновом роге — от 16 до 20 мк, в энторинальной области — от 30 до 36 мк, в островке — от 34 до 51 мк. Л. К. Семенова (1954) описывает у человека в центральных извилинах радиальные артерии диаметром 1—1,5 мм.

Диаметр радиальных артерий, входящих в кору мозжечка, на свободной поверхности его извилин у взрослого человека обычно равен 17—20 мк (по Александру, Пэтнему), 10, 20 и 30 мк (по С. М. Блинкову), в черве — 30—50 мк, в области declive и folium sacuminiis диаметр артерий равен 40—50 мк, вен — 50—70 мк, диаметр вен пирамиды нижнего червя — 50—70 мк, верхней полулунной дольки — 25—40 мк, диаметр артерий нижней полулунной дольки — 30—40 мк, вен — 50—80 мк (И. Ф. Крупачев, 1952). Диаметр артерий, вступающих в зубчатое ядро, у взрослого человека равен 50—70 мк, а иногда и 80—100 мк (Б. В. Огнев, 1957).

При инъекции сосудов мозга контрастной массой на рентгеновских снимках пластин, вырезанных из больших полушарий, хорошо видны крупные длинные радиальные артерии, которые проходят, почти не разветвляясь, от коры до стенки боковых желудочков. Эти артерии обозначены нами как «столбовые». На рентгенограммах пластин толщиной 1,5 см, на уровне лобной и теменной доли видно 20—30, а на уровне перехода теменной доли в затылочную — 30—40 столбовых артерий. Нам удалось налить также артерии латексом с тушью через внутренние сонные артерии и затем препарировать их в толще белого вещества полушария. Диаметр столбовых артерий при этом оказался равен 150 мк и более.

Диаметр радиальных артерий большого мозга собаки равен 20—80 мк, кошки — 10—50 мк, кролика — 16—50 мк (Б. Н. Кловский), морской свинки — 20—35 мк, голубя — 17—35 мк (Александр и Пэтнем).

У кролика диаметр ветвей верхней мозжечковой артерии к зубчатому ядру равен 35—45 мк, а ветвей нижней задней мозжечковой артерии — 15—20 мк (В. В. Стенник, 1960).

§ 2. ВНУТРИМОЗГОВЫЕ КРОВЕНОСНЫЕ СОСУДЫ

ДИАМЕТР ВНУТРИМОЗГОВЫХ АРТЕРИЙ И ВЕН. РАЗМЕРЫ ПЕТЕЛЬ КАПИЛЛЯРНОЙ СЕТИ

Просвет внутримозговых сосудов при жизни подвержен значительным колебаниям. При этом изменение просвета внутримозговых сосудов может произойти в направлении, противополо-

ложном изменении просвета сосудов мягкой мозговой оболочки (Шольц — Scholz, 1939).

Диаметр внутримозговых артерий у человека равен в коре большого мозга 8—20 мк, в белом веществе полушарий — 12—32 мк, в хвостатом теле — 8—25 мк, в наружном коленчатом теле — 16—20 мк, в зрительном тракте — 8—16 мк (Александр и Пэтнем), в заднем бедре внутренней сумки — до 20 мк, в переднем бедре внутренней сумки — до 10 мк (Ван ден Берг — Van den Bergh, 1959), в коре мозжечка — 8—16 мк (И. Ф. Крупачев, 1950), в зубчатом ядре — 10—16, 20—25, 50—70 и 100 мк (Б. В. Огнев, 1957), в продолговатом мозгу — 10, 15, 60 мк и редко — 90 мк (С. М. Огнева, 1950), в центральных артериях спинного мозга — 18—48 мк (М. И. Левантовский, 1950).

Диаметр внутримозговых артерий и вен колеблется у кошки от 8 до 20 мк, у морской свинки — от 8 до 20 мк, у голубя — от 8 до 17 мк (Александр и Пэтнем).

Диаметр наиболее крупных вен коры мозжечка равен 50—60 мк.

Диаметр наиболее крупных внутримозговых вен больших полушарий, направляющихся от коры к стенке бокового желудочка, равен у человека от 0,3 до 1 мм (Тестю — Testut, 1900), у обезьяны — 0,5 мм (Поттер — Potter, 1959).

Петли капиллярной сети в разных формациях отличаются по своим размерам. У человека в коре большого мозга чаще всего встречаются петли диаметром 27×29 мк, в белом веществе чаще всего — диаметром 180—325×60—100 мк, в хвостатом теле — 27×45 мк, в чечевидном ядре — 18×36 мк, в зрительном бугре — до 54×81 мк, в сосковидном теле — до 27×45 мк, в четверохолмии — 27×42 мк, в основании среднего мозга — 125×180 мк, в s. nigra — 27×45 мк, в покрышке среднего мозга — 27×45 мк, в glandula pinealis — 135×225 мк (М. А. Тихомиров), в коре полушарий мозжечка — 40×60 мк, 80×100 мк, в коре червя — 40×60 мк, 80×120 мк (И. Ф. Крупачев), в белом веществе мозжечка — 50—65×150 мк, в зубчатом ядре мозжечка — до 120 мк (Б. В. Огнев), в продолговатом мозгу — от 15 до 100 мк (С. М. Огнева).

Отрицая существование отдельных ангиоархитектонических полей, соответствующих цитоархитектоническим полям, И. И. Чайковская (1958) все же выделяет в новой коре большого мозга три ангиоархитектонические области, которые отличаются между собой по размерам петель капиллярной сети: 1) поля лобной и передней центральной областей и поле 14 островковой области отличаются наиболее крупными петлями размером 50×100 мк; 2) поля задней центральной, затылочной областей и поле 13 островковой области характеризуются мелкими

петлями, размером 20×40 мк и 30×40 мк; 3) поля теменной и височной областей занимают промежуточное положение и имеют петли размером 30×60 мк, 40×80 мк.

ДИАМЕТР КАПИЛЛЯРОВ И СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ ПОВЕРХНОСТЬЮ ИХ СТЕНКИ И ОБЪЕМОМ КРОВИ

Крог (1924) установил, что прижизненный диаметр капилляра может быть меньше минимального диаметра эритроцита. О том, что внутримозговой сосуд, видимый под микроскопом, является капилляром, можно убедиться по строению его стенки — она состоит только из эндотелиальных клеток и базальной мембраны. Кроме того, капилляр включен в непрерывную сосудистую сеть, а внутримозговые артерии и вены, начиная с прекапилляров, между собой не анастомозируют. Лишь в небольшом количестве встречаются анастомозы между крупными радиальными, так называемыми столбовыми, артериями (С. М. Блинков и Н. Я. Васин). Все мелкие анастомозирующие между собой сосуды представляют собой капилляры.

Различные авторы указывают разный диаметр капилляров в головном мозгу у человека, от 5—7 мк — по Александру и Пэтнему, до 10 мк — по Линдгрелю. Диаметр капилляров в мозжечке у человека, по И. Ф. Крупачеву (1952), равен 4—7 мк.

При импрегнации серебром и заливке в целлоидин диаметр капилляров в коре большого мозга человека равен от 6 до 8 мк (Б. Н. Клосовский и В. П. Шафранова, 1962).

Диаметр капилляров в головном мозгу человеческого плода, темя-копчиковой длины 36 см, равен 5,7 мк, 10 см — 1,9 мк (Луна — Luna, 1920). Таким образом, диаметр капилляров у человека во второй половине внутриутробного периода значительно увеличивается.

Диаметр капилляров в коре большого мозга собаки при импрегнации серебром и заливке в целлоидин равен 3,3—5,2 мк (Б. Н. Клосовский и В. Шафранова, 1961).

Диаметр капилляров в головном мозгу акулы равен 6,7 мк (Крэйджи, 1928), протей (*Necturus*), хвостатого земноводного — 13,6 мк (Крэйджи, 1940).

Диаметр капилляров амблистомы в обонятельной доле равен 20 мк (Руф — Roofe, 1959), у пресмыкающейся хоботноголовой гаттерии (*Sphenodon*) — 13,7 мк, у черепахи — 7 мк, у аллигатора — 5,5 мк, у лягушек — 6,7 мк (Крэйджи, 1941; Друммон — Drummond, 1944), у голубя — 4,6 мк (Александр, Пэтнем), у белой крысы — 2,3—3,0 мк (Крэйджи, 1932). Диаметр капилляров не зависит от величины мозга животного.

В 1930 г. Крэйджи в мозгу белой крысы не нашел существенной разницы между диаметром капилляров в различных

отделах мозга. В 1938 г. он писал о том, что у лягушки и акулы диаметр капилляров в зернистом слое мозжечка больше, чем в молекулярном слое. Ядро подъязычного нерва и задний продольный пучок обладают наиболее широкими капиллярами (табл. 286).

Во время бодрствования диаметр капилляров шире, чем во сне: при импрегнации серебром диаметр капилляров в мозгу кошки, декапитированной в состоянии медикаментозного сна, — 5—6 мк (Б. Н. Клосовский и Е. Н. Космарская, 1961).

У человека в отличие от собаки, кошки и кролика размер капилляров в коре большого мозга больше диаметра эритроцитов (табл. 287).

У гаттерии (*Sphenodon*) размер эритроцитов ($22 \times 14 \times 3,8$ мк на микроскопических препаратах) также превышает диаметр капилляров, который у гаттерии равен в гиппокампе от 11,5 до 13,7 мк (Крэйджи).

Следует заметить, что чем меньше диаметр капилляра, тем лучше происходит обмен между определенным количеством крови и окружающей тканью. Величина поверхности стенки капилляров, с которыми граничит 1 мм³ крови, является показателем эффективности капиллярной сети при прочих равных условиях (Крэйджи, 1938). Имеется в виду проницаемость стенки, скорость кровотока, напряжение кислорода в крови, густота капиллярной сети или расстояние, на которое должна происходить диффузия в ткани. У лягушки и акулы 1 мм³ крови граничит с 653,6 мм² стенки капилляров, у норвежской крысы — с 1026 мм², у взрослой белой крысы — с 1212 мм² (с поправкой на сморщивание ткани при изготовлении микроскопических срезов). Соотношение между поверхностью стенки капилляра и объемом крови, с которой она граничит, неодинаково в разных отделах мозга (табл. 288). У лягушки оно в молекулярном слое коры мозжечка и в нейропиле полосатого тела больше, чем в других формациях. При этом в молекулярном слое коры мозжечка поверхность стенки, приходящаяся на 1 мм³ крови, больше, а плотность капиллярной сети меньше, чем в зернистом слое. Плотность капиллярной сети не пропорциональна величине поверхности стенки сосуда, с которой граничит 1 мм³ крови, потому что диаметр капилляров в различных формациях мозга неодинаков.

У человека 1 мм³ крови в среднем соприкасается с меньшей площадью стенки капилляров, чем у крысы и обезьяны, но с большей площадью, чем у протей и кита (табл. 289), по данным Крэйджи.

По-видимому, чтобы сравнить этот показатель у различных животных, надо располагать не средними величинами по всем формациям мозга, а величинами, относящимися к отдельным ядрам и корковым полям.

ОБЪЕМ, ЗАНИМАЕМЫЙ КАПИЛЛЯРАМИ В МОЗГОВОМ ВЕЩЕСТВЕ

Площадь капилляров, срисованных с микроскопических срезов, измеренная планиметром, составляет от 3 до 7% серого вещества и от 0,8 до 2,5% белого вещества центральной нервной системы у кошки (табл. 290).

Исикава (1959) пришел к выводу, что объем капиллярной сети в сером веществе пропорционален плотности расположения нервных клеток. В белом веществе объем капиллярной сети больше, чем в периферических нервах, при этом в периферических вегетативных нервах он больше, чем в соматических. Объем капиллярной сети в белом веществе и в периферических нервах пропорционален количеству и обратно пропорционален диаметру нервных волокон. Объем капиллярной сети в симпатических узлах больше, чем в межпозвоночных узлах. Этот факт по Исикава объясняется тем, что в симпатических узлах значительно больше дендритов и синапсов, чем в межпозвоночных узлах.

Объем капилляров в процентах к объему мозгового вещества исследовал Лирзе (Lierse, 1961) с помощью интеграционной методики совпадений. По его данным, капилляры составляют не более 2,5% объема мозгового вещества. В коре теменной доли объем капилляров равен от 1,16 до 1,5%, в коре гиппокамповой извилины — от 2,04 до 2,4%, в зрительном бугре — 1,72%, в ядре подъязычного нерва — 1,0—1,08%, в ядре вестибулярного нерва — 1,64—2,08% и в *area postrema* — 2,2—2,4% объема мозгового вещества у кошки.

Итак, в коре объем капиллярной сети больше, чем в других отделах мозга, исключая, может быть, *area postrema*. *Area postrema* отличается примитивной структурой капиллярной сети; обильное ее кровоснабжение согласуется с предположением, что она связана с регуляцией циркуляции спинномозговой жидкости.

В каждом отделе центральной нервной системы объем, занимаемый капиллярами в сером веществе, на 200—300% больше, чем в белом веществе. Исключение представляет мозжечок — в его сером веществе капилляров всего на 50% больше, чем в белом веществе. Среди стволовых образований первое место по объему капилляров занимает верхнее двухолмие, играющее столь большую роль в центральной регуляции у низших позвоночных, и в красном ядре, в котором происходит взаимодействие импульсов, поступающих из коры большого мозга, подкорковых узлов и мозжечка. В верхнем этаже коры объем капиллярной сети больше, чем в ее нижнем этаже, что соответствует более высокой структурной организации верхнего этажа коры (Г. И. Поляков, 1949).

§ 3. ВНУТРИМОЗГОВАЯ КАПИЛЛЯРНАЯ СЕТЬ

ДЛИНА КАПИЛЛЯРОВ У ЧЕЛОВЕКА

Общую длину капилляров в одном полушарии большого мозга человека Линдгрэн (Lindgren, 1940; цит. по Б. Н. Клосовскому, 1951) оценивал в 110 км. При этом Линдгрэн предполагал, что длина капилляров в 1 мм^3 серого вещества полушарий равна 200 мм. Но такая плотность капиллярной сети значительно меньше той, которую нашли другие авторы. Плотность капиллярной сети в коре мозга человека можно принять равной 1400 мм (Линден — Linden, 1955), а в белом веществе — примерно в 3 раза меньше. Таким образом, если принять плотность капиллярной сети в белом веществе полушарий равной 400 мм и даже полностью игнорировать наличие более густой сети в коре и подкорковых узлах, следует полагать общую длину капилляров в одном полушарии большого мозга человека равной не менее 560 км.

Принятая в литературе средняя плотность капиллярной сети в коре большого мозга — 1400 мм в 1 мм^3 — меньше, чем в скелетной мышце (6000 мм в 1 мм^3) и сердечной мышце (11000 мм в 1 мм^3).

Длина капилляров в 1 мм^3 мозгового вещества у взрослого человека, по Коббу (Cobb, 1932), равна в коре большого мозга 1000 мм, в белом веществе полушарий — 300 мм, в передних рогах спинного мозга — 900 мм и в передних столбах спинного мозга — 198 мм.

Таким образом, соотношение между плотностью капиллярной сети в сером и белом веществе в головном мозгу равно 3,3, а в спинном мозгу — 4,5.

Во внутриутробном периоде у человека капиллярная сеть в мозжечке, по данным Ниминева и Тервила (Niemieneva, Tervilä, 1953), плотнее не в сером, а в белом веществе: длина капилляров в сером веществе мозжечка относится к длине капилляров в белом веществе как 47:100 на VI—VII месяце и как 61:100 у новорожденного. По данным тех же авторов, во внутриутробном периоде происходит значительное возрастание плотности капиллярной сети — от 20 мм у плода на III—IV месяце до 128 — 167 мм в 1 мм^3 мозжечка у плода на X месяце внутриутробного периода.

У детей в возрасте от 1 года до 2,5 лет плотность капиллярной сети мало отличается от плотности капиллярной сети у взрослого, как видно из данных Мао Цзен-жуна (1959), который производил подсчеты на микроскопических препаратах с инъекрованными тушью сосудами. Длина капилляров у детей в разных отделах коры колеблется от 425 до 870 мм в 1 мм^3 в (табл. 291).

Зависимость длины капилляров от возраста не была обнаружена при подсчетах, произведенных на препаратах мозга 5 людей в возрасте от 16 до 81 года в исследовании Линдгрена (Lindgren, 1937), который пользовался бензидиновой методикой.

ДЛИНА КАПИЛЛЯРОВ У ЖИВОТНЫХ

Длина капилляров у собаки дифференцирована не меньше чем у человека и колеблется примерно от 300 до 1000 мм в 1 мм^3 различных формаций серого и белого вещества. По-видимому, в некоторых стволовых формациях (четверохолмии, наружном коленчатом теле) длина капилляров может быть больше, чем в коре (табл. 293).

У кошки плотность капиллярной сети близка к той, которая была найдена у собаки. Разница по плотности капилляров между серым и белым веществом, корой и стволовыми образованиями подчиняется тем же закономерностям, которые выявились в мозгу человека и собаки (см. табл. 293, составленную по данным Пфейфера (Pfeifer, 1928), Даннинга и Вольфа (Dunning, Wolff, 1937) и Кэмпбелла (Campbell, 1939)).

Так же, как у собаки, весьма поражает величина плотности капиллярной сети в наружном коленчатом теле. Уместно напомнить, что по своей структуре (слоистость!) наружное коленчатое тело более сходно с корковыми полями, чем со стволовыми ядрами.

Кэмпбелл при исследовании плотности капиллярной сети мозга у 5 кошек получил довольно значительное расхождение (табл. 294). Трудно решить, произошло ли это расхождение вследствие индивидуальной изменчивости или вследствие погрешностей методики, которая не гарантирует от ошибки, зависящей от колебания толщины микротомных срезов.

При исследовании плотности капиллярной сети в сетчатке глаза у кошек от новорожденных до взрослых Е. В. Капустина (1962) нашла увеличение плотности капиллярной сети к 10-му дню жизни, которое она ставит в связь с особенностями роста ганглиозных клеток, и уменьшение плотности капиллярной сети после 1—2 месяцев жизни, которое она связывает с более экономным расходом энергии сформированной системы периферического отдела зрительного анализатора по сравнению со строящейся.

Длину капилляров в мозгу грызунов исследовали Крэйджи (1930 и 1955), Кобб (1932), Кобб и Тальбот (Cobb, Talbot, 1927), пользуясь инъекционной методикой, а Линдgren (1937) — бензидиновой методикой. Райнис (Reinis, 1961) заливал мозг в желатин для уменьшения его сморщивания. Результаты измерений приведены в табл. 295, 296 и 297. По данным Крэйджи, длина капилляров в 1 мм^3 в заднем продольном

пучке составляет 340 мм, в заднем двигательном ядре блуждающего нерва — 500 мм и в дорсальном ядре улиткового нерва — 1200 мм.

Из приведенных указанными авторами материалов создается впечатление, что у крысы капиллярная сеть плотнее, чем у кролика, кошки и собаки. Однако для того, чтобы принять этот вывод, необходимо убедиться, что эта разница не зависит от разницы в сморщивании мозга во время фиксации. Обращает на себя внимание очень большая плотность капиллярной сети в дорсальном ядре улиткового нерва и особенно в супраоптическом и паравентрикулярном ядрах, в которых она почти вдвое больше, чем в коре большого мозга.

Дифференцировка между прецентральной, теменной, затылочной и височной областями коры по плотности капилляров у крысы почти отсутствует. Однако не следует сопоставлять капилляры в среднем по всем слоям. Так, архикортекс в общем значительно беднее капиллярами, чем неокортекс. Между тем, молекулярный слой в архикортексе значительно богаче капиллярами, чем молекулярный слой неокортекса. Отсюда следует, что для выявления факторов, от которых зависит плотность капиллярной сети, надо сравнивать в разных корковых полях длину капилляров отдельно по каждому слою.

Развитие капиллярной сети в молекулярном слое неокортекса, как установил Крэйджи, весьма своеобразно: к 21-му дню жизни плотность капиллярной сети в молекулярном слое коры большого мозга кролика уже приближается к той, которая характерна для взрослого животного. В этом периоде молекулярный слой неокортекса очень богат капиллярами. Но в дальнейшем густота капиллярной сети в молекулярном слое отстает от бурно развивающейся капиллярной сети в других слоях неокортекса.

В эксперименте на кроликах установлено, что в процессе деятельности длина капилляров в мозговой ткани увеличивается: после ингаляции аммиака у кролика длина капилляров в обонятельной луковице в 1 мм³ поднялась до 1710 мм, между тем как в двигательной и зрительной коре она не изменилась (Кобб и Тальбот, 1927).

У рыб, пресмыкающихся и земноводных плотность капиллярной сети меньше, чем у более высокоорганизованных животных. Она сравнительно велика в ядре слухового нерва у черепахи (табл. 298).

У лягушки (*Rana pipiens*) капилляры зимой во время спячки расширяются, но плотность капиллярной сети примерно одинакова летом и зимой (табл. 299, по данным Драммон — Drummond, 1944). Этот парадоксальный факт, по-видимому, вполне достоверен, поскольку Драммон тщательно изучал и учитывал источники погрешностей при определении длины и диаметра капилляров (см. гл. I).

У лягушки, как и у крысы, и гаттерии (*Sphenodon*), наиболее богато кровоснабжается дорсальное ядро улиткового нерва (табл. 300).

§ 4. КРОВΟΣНАБЖЕНИЕ НЕЙРОНОВ

ДЛИНА КАПИЛЛЯРОВ, СКОРОСТЬ КРОВОТОКА И ПЛОТНОСТЬ РАСПОЛОЖЕНИЯ НЕЙРОНОВ

Скорость кровотока до некоторой степени соответствует плотности капиллярной сети, как это видно из исследования Сокколова (Sokoloff, 1961), который пользовался методом ауторадиографии (табл. 301). Так, в сером веществе скорость кровотока больше, чем в белом веществе. Наиболее велика скорость кровотока, как и длина капилляров, в коре большого мозга, в коленчатых телах и в четверохолмной пластинке. Однако в коре мозжечка, в которой длина капиллярной сети в единице объема велика, скорость кровотока оказалась сравнительно невысокой.

Длина капилляров, насколько можно судить по таблицам 290—297, до некоторой степени пропорциональна плотности расположения нейронов, хотя встречаются отдельные исключения из этого правила.

Даннинг и Вольф (1937) пришли к выводу, что в областях, более богатых синапсами, метаболизм выше и количество капилляров больше, чем в областях, менее богатых синапсами, даже, если эти области отличаются более густым расположением клеток. Таким образом, плотность капиллярной сети связана не с плотностью расположения клеток, а с количеством синапсов. Это положение они доказывали тем, что в полулунном (гассеровом) узле капилляров значительно меньше, чем в I слое теменной коры и в верхнем шейном симпатическом узле, т. е. меньше, чем в формациях, в которых клеток меньше, но дендритов и конечных разветвлений значительно больше, чем в полулунном узле (табл. 302).

СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ КАПИЛЛЯРАМИ И НЕЙРОНАМИ

Напряжение кислорода (oxygen tension) в коре мозга кошки, находящейся под легким наркозом, равно до 100 мм рт. ст., а в зоне, удаленной на 50 мк и больше от ближайшего кровеносного сосуда, давление падает до 5—10 мм. При давлении крови, равном 30 мм рт. ст., один капилляр питает мозговое вещество в радиусе, равном 30 мк. Капилляр диаметром 7 мк может питать клетки, находящиеся от капилляра на расстоянии 19—21 мк. Клетки, находящиеся на более далеком расстоянии, уже не могут функционировать (Тьюз — Thews, 1960).

Радиус цилиндра мозгового вещества, кровоснабжаемого одним капилляром у холонокровных, равен 70 мк, у теплокров-

ных — около 30 мк. Радиус цилиндра у теплокровных увеличивается пропорционально величине тела взрослого животного и составляет у крысы 25 мк, человека — 30 мк, лошади — 37 мк (Горстманн — Horstmann, 1960).

Расстояние между капиллярами в сером веществе коры в среднем меньше, чем в белом веществе (Опитц — Opitz, 1948).

Соотношение между нейронами и капиллярами на микроскопических срезах изучала Е. Г. Балашова (1956). У кошки вокруг клетки двигательного ядра тройничного нерва располагается 3—4 капилляра; на 10 клеток, имеющих контакт с капиллярами, приходится 6 клеток, отстоящих от капилляров на расстоянии не более 25 мк. В верхнем же чувствительном ядре тройничного нерва вокруг тела клетки располагается всего 1—2 капилляра, и на 10 клеток, соприкасающихся с капиллярами, приходится 20 клеток, отстоящих от капилляров на расстоянии до 25 мк. В ядре спинального корешка тройничного нерва соотношение между нервными клетками и капиллярами такое же, как в верхнем чувствительном ядре. Таким образом, в двигательном ядре кровоснабжение тел нервных клеток стоит на более высоком уровне, чем в чувствительных ядрах. Далее Е. Г. Балашова нашла, что в мезенцефалическом ядре тройничного нерва у собаки капилляры образуют сеть вокруг каждой нервной клетки, а у кошки возле нервной клетки проходит всего 1—2 капилляра, которые при этом не огибают нервную клетку. Разницу между кровоснабжением клеток мезенцефалического ядра у собак и кошек автор объясняет тем, что это ядро участвует в регуляции дыхания, которое у собак происходит очень интенсивно с участием всей дыхательной мускулатуры, носовой и ротовой полостей.

Соотношение между длиной перинейрональных капилляров и размерами тел нейронов исследовали Б. Н. Клосовский и Е. Н. Космарская (1961) (табл. 303). О размерах тел нейронов они имели суждение по профильному полю, которым обозначается величина, полученная путем перемножения двух наибольших размеров тела клетки на микротомном срезе, проведенном через ядрышко. Авторы пришли к выводу, что кровоснабжение нейронов не связано с их величиной, а зависит от их функциональных особенностей, от того, насколько продолжительно и длительно они способны работать.

КРОВΟΣНАБЖЕНИЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ НЕРВНОЙ ТКАНИ

В одну минуту через мозг человека протекает 740 мл крови, по данным Поттера (Potter, 1959), или 750 мл — по данным Лазорта (1961). Количество крови, протекающей через мозг, изменяется пропорционально кровяному давлению и так называе-

мому цереброваскулярному сопротивлению. Последнее зависит от внутричерепного давления, тонуса мозговых сосудов и вязкости крови. Мерой цереброваскулярного сопротивления является давление, выражаемое в миллиметрах ртутного столба, необходимое, чтобы прогнать 1 см³ крови через 100 г мозгового вещества в 1 мин. В норме цереброваскулярное сопротивление удерживается на уровне 1,6 мм (а по Лазорту, 1961—2,3 мм).

Общее количество крови, протекающей через мозг, отличается большим постоянством, но распределение крови по различным отделам мозга может изменяться. Это изменение происходит в основном путем изменения тонуса и просвета внемозговых артерий. При уменьшении количества крови, протекающей через мозг не более чем на 40%, клинические симптомы поражения центральной нервной системы не наступают. После полного прекращения циркуляции крови в мозгу человек теряет сознание через 8—10 сек; через 40—110 сек угасают собственные рефлексы (Берта — Bertha, 1956), а через 5 мин после клинической смерти у него наступает гибель нервных клеток в обширных участках различных отделов мозга или образование очагов некроза в мозговой ткани (В. А. Неговский, 1960).

Кора большого мозга имеет столь небольшой запас кислорода, что без новых его поступлений может сохранять деятельное состояние только в течение 10 сек (Мейер, Фан, Денни-Браун — Meyer, Fang, Deny-Brown, 1954).

Мозг человека, вес которого составляет всего около 2% веса тела, поглощает около 18% кислорода, потребляемого всем телом (табл. 304). По Тьюзу (1960), 100 г серого вещества мозга потребляют в 1 мин 5,0 см³ кислорода, а 100 г белого вещества — всего 1,0 см³. Для обеспечения надлежащего потребления кислорода необходимо, чтобы его парциальное давление поддерживалось на определенной высоте. Парциальное давление кислорода в ткани для всех клеток, находящихся на расстоянии не более 30 мк от капилляра, равно 17 мм рт. ст.

Если потребление кислорода падает ниже 2,1 см³ в одну минуту на 100 г мозгового вещества, наступает смерть. У кошек прекращение кровотока по сонной артерии в течение 15 сек или падение кровяного давления до 50 мм рт. ст. не влияет на потребление кислорода корой большого мозга, и только остановка кровотока на 30 сек или падение кровяного давления ниже 50 мм рт. ст. приводят к кислородному голоданию и изменению электрической деятельности мозга (Мейер, Фан, Денни-Браун, 1954). Электрическая деятельность аммонова рога исчезала уже через 10—12 сек после прекращения кровоснабжения (Лирзе — Lierse, 1961).

Возрастные изменения кровоснабжения мозга у человека изучали Шейнберг и др. (Sheinberg et al., 1953). Оказалось, что уже после 36 лет обнаруживается уменьшение скорости крово-

тока и увеличение цереброваскулярного сопротивления, а понижение потребления мозгом кислорода обнаружено только в группе людей старше 55 лет (табл. 305).

Кровоток и поступление кислорода к нейронам согласно потребностям различных отделов мозга обеспечиваются сетью внемозговых артерий и вен и внутримозговой сосудисто-капиллярной сетью, которая проходит длительный путь развития вместе со всей центральной нервной системой. Несмотря на обширные исследования, вопрос об анатомическом субстрате кровоснабжения мозга, об анатомических структурах, влияющих на распределение крови по разным формациям центральной нервной системы, еще далек от разрешения.

В ряду животных наибольшая плотность капиллярной сети была найдена в супраоптическом ядре у обезьяны, где длина капилляров в 1 мм^3 мозгового вещества достигла 2600 мм. Наиболее беден капиллярами оказался зернистый слой коры мозжечка у протей (Necturus).

У теплокровных капилляры уже, чем у холоднокровных (Крэйджи), благодаря чему у них при прочих равных условиях приходится большее количество крови на единицу поверхности стенки капилляра, что улучшает условия обмена между кровью и нейронами.

В филогенезе возрастает плотность капиллярной сети. Из этого правила, установленного Крэйджи, по-видимому, возможны исключения. В филогенезе возрастает дифференцировка капиллярной сети в различных формациях центральной нервной системы. То же имеет место в онтогенезе: у плодов млекопитающих и низших позвоночных капиллярная сеть в мозгу беднее и имеет более единообразное строение, чем у взрослых.

Различная плотность капиллярной сети в общем соответствует метаболической активности, но эта зависимость не простая и не прямая. Помимо плотности капиллярной сети, надо иметь в виду диаметр капилляров и количество крови, приходящейся на единицу поверхности стенки капилляров.

Дальнейшее углубление вопроса о роли кровоснабжения для деятельности мозга следует ожидать от исследований ангиоархитектоники мозга человека в норме и патологии, а также от исследований ангиоархитектоники мозга животных в эксперименте.

Помимо теоретического интереса, вопросы кровоснабжения мозга имеют большое практическое значение для невропатологии, нейрохирургии и нейроонкологии.

ТАБЛИЦЫ

Таблица 1

Уменьшение веса, объема и поверхности головного мозга после фиксации, обезвоживания в спиртах и погружения в смесь спирта с эфиром (Вейль, 1928)

К гл. I, § 1

Вид животного	До фиксации			После фиксации			Потеря в процентах. За 100% приняты величины до фиксации		
	А	Б	В	А	Б	В	А	Б	В
Акула — <i>Mustelus caninus</i>	4,8	4,6	13,4	2,65	3,5	11,2	45	23	16
Черепаша — <i>Chelone midas</i>	1,17	1,10	5,16	0,53	0,70	3,82	55	36	25
Варан — <i>Varanus salvator</i>	1,20	1,20	5,47	0,72	0,90	4,51	40	25	18
Пеликан — <i>Pelecanus brunus</i>	22,7	24,0	40,3	11,2	12,2	25,6	51	49	37
Опоссум — <i>Didelphus virginiana</i>	6,80	6,9	17,5	3,8	4,5	13,2	44	35	25
Баран — <i>Ovis aries</i>	106,5	105,0	108,0	53,8	55,0	70,0	49	48	35
Морская свинка — <i>Cavia cobaya</i>	3,70	3,5	11,2	1,58	1,8	7,2	57	48	36
Капуцин — <i>Cebus americanus</i>	66,3	61,5	75,4	40,0	43,5	59,9	40	29	21
Человек — эмбрион 4 мес. <i>Homo sapiens</i> . . .	50,5	50,0	65,7	14,6	15,7	30,3	71	69	53
Новорожденный	295,0	292,0	213,0	128,0	150,0	137,0	57	49	36
Взрослый	1470,0	1456,0	1622,0	1070,0	1275,0	1569,0	28	12	9

А — вес мозга в г; Б — объем мозга в $см^3$; В — поверхность мозга в $см^2$.

Таблица 2

Изменение веса головного мозга после фиксации в формалине
различной концентрации при погружении и при инъекции
(С. Б. Зелигман, 1946)

К гл. I, § 1

Дни	1%-ный формалин				5%-ный формалин			
	погружение		инъекция		погружение		инъекция	
	1	2	1	2	1	2	1	2
1-й	1430	—	1258	—	1390	—	1265	—
2-й	1490	4,2	1479	17,6	1435	3,3	1405	12,07
3-й	1538	3,2	1492	0,9	1463	2,0	1440	2,5
4-й	1580	2,8	1517	1,7	1483	1,4	1454	0,9
5-й	1628	3,0	1528	0,7	1498	1,0	1466	0,8
6-й	1636	0,5	1530	0,13	1493	0,3	1464	0,13
7-й	1668	2,0	1532	0,12	1505	0,8	1471	0,45
8-й	1688	1,2	1538	0,4	1498	0,5	1476	0,3
9-й	1699	0,7	1548	0,65	1503	0,4	1481	0,3
10-й	1710	0,6	1555	0,45	—	—	1484	0,19
Суммарная прибавка	—	19,6	—	23,6	—	8,1	—	17,31

Продолжение табл. 2

Дни	10%-ный формалин				15%-ный формалин			
	погружение		инъекция		погружение		инъекция	
	1	2	1	2	1	2	1	2
1-й	1316	—	1261	—	1410	—	1282	—
2-й	1360	3,0	1403	11,3	1440	2,1	1432	11,75
3-й	1383	1,7	1405	0,21	1458	1,2	1415	1,2
4-й	1396	1,0	1415	0,64	1466	0,6	1423	0,56
5-й	1413	1,2	1416	0,07	1472	0,4	1433	0,7
6-й	1415	0,1	1414	0,14	1437	0,3	1396	0,7
7-й	1417	0,1	1413	0,07	—	—	1427	0,7
8-й	—	—	1413	—	—	—	1428	0,07
9-й	—	—	1408	0,35	—	—	1418	0,07
10-й	—	—	1414	0,4	—	—	1421	0,21
Суммарная прибавка	—	7,7	—	12,13	—	4,4	—	10,4

1 — вес головного мозга ■ г; 2 — прибавка ■ весе ■ каждый последующий день фиксации в процентах от веса мозга ■ предыдущий день.

Таблица 3

Объем ткани на разных этапах заключения блоков мозга
в парафин, в % (Стоуелл, 1941)

К гл. I, § 2

Название фиксатора и просветляющей жидкости	Объем после				
	фиксаци	промывки в проточ- ной воде	уплот- нения в 70%-ном спирте	просвет- ления	заливки в пара- фин
Жидкость Петрункевича + ксилол	117	—	130	79	64
» Буэна + ксилол	86	—	82	71	63
» Суза + ксилол	82	—	83	70	58
» Дестена + ксилол	104	102	91	71	55
» Ценкера + ксилол-фор- мол	70	68	61	54	47
10%-ный формол + ТВА	129	125	78	68	60
» » + хлороформ	133	—	85	74	58
» » + ксилол	134	126	82	64	64
» » + диоксан	132	—	84	74	74

Первоначальный объем ткани принят за 100%.

Таблица 4

Определение поверхности свежеизвлеченного мозга
путем введения поправки на отклонение плоскости среза
от нормали, в % (Стефан, 1961)

К гл. I, § 3

Корковые территории	Землеройка — <i>Croicedura</i> <i>occidentalis</i>	Еж — <i>Erinaceus</i> <i>europaeus</i>	Полубезьяна — <i>Perodicticus</i> <i>potto</i>
Аллокортекс	112,5	115,6	116,0
Изокортекс	105,7	111,5	115,7
Алло- и изокортекс	110,8	114,5	115,8
Пресубикулярная область	116,0	118,4	133,4
Диагональная область	109,2	110,2	104,7

За 100% принята поверхность, вычисленная путем измерения серий мик-
роскопических срезов.

Таблица 5

Поправки для определения поверхности мозга до фиксации по величине поверхности мозга, полученной путем измерения микроскопических срезов мозга, в % (Стефан, 1961)

К гл. I, § 3

Вид поправки	Для мозга животных	Для мозга человека
На сморщивание	+30,5	36,8—39,8
» деформацию	+0,5	+2,5
» отклонение от нормали	10,8—15,8	10,8—15,8
Суммарная поправка	41,8—46,8	50,1—53,1

Таблица 6

Элементы формулы для коррекции ошибки при вычислении диаметра клеточных ядер, происходящей вследствие фрагментации их при резке на микротоме (А. Е. Шолпо, 1957)

К гл. I, § 6

С	В	С	В	С	В	С	В
0,0	1,27	0,45	1,18	0,9	1,13	4,0	1,05
0,05	1,26	0,5	1,18	0,95	1,13	4,5	1,05
0,1	1,25	0,55	1,17	1,0	1,13	5,0	1,05
0,15	1,24	0,6	1,17	1,23	1,123	10,0	1,02
0,2	1,23	0,65	1,16	1,5	1,10	15,0	1,02
0,25	1,22	0,7	1,15	2,0	1,08	20,0	1,01
0,3	1,21	0,8	1,14	2,5	1,07	25,0	1,01
0,4	1,19	0,85	1,14	3,0	1,06	50,0	1,00

r — истинный диаметр ядра; a — толщина среза; R — диаметр ядра клетки, измеренный на срезе.

$$C = \frac{a}{R}, \quad B = \frac{r}{R}.$$

Таблица 7

Количество клеток, подсчитанных в одном и том же объекте при различной толщине среза (Бок и Кип, 1938)

К гл. I, § 7

Вид животного	Толщина среза	
	30 мк	15 мк
Мышь	1105	707
Крыса	1209	780
Морская свинка	1221	771
Кролик	914	563

Таблица 8

Глубина резкости ■ зависимости от ■ возраста испытуемых (Хауг, 1956)

К гл. I, § 5 и 7

Объектив		Окуляр	Увеличе- ние	Объек- тивная фокальная глубина	Субъективная фокальная глубина		
А	М				Возраст		
					20—25 лет	45 лет	больше 65 лет
1,30	120	20	2400	0,38	0,51	0,43	0,38
1,30	100	10	1000	0,61	1,52	0,98	0,61
1,30	70, масляная иммерсия	5	350	1,04	8,40	4,00	1,04
0,95	60	15	900	1,02	2,65	1,69	1,02
0,50	25, сухие объективы	15	375	4,2	8,4	6,7	4,2

А — апертура; М — увеличение объектива (глубина резкости дана в миллиметрах).

Таблица 9

Зависимость результатов измерения величины олигодендроцитов и астроцитов, а также соотношения между количеством олигодендроцитов и астроцитов от состава фиксирующей жидкости и толщины срезов (Каммермейер, 1960)

К гл. I, § 8

Фиксирующая жидкость	Тол- щина среза (в мк)	Ядра олиго- дендроцитов. Площадь (в мк ²)	Ядра астро- цитов. Пло- щадь (в мк ²)	Соотношение между коли- чеством оли- годендроци- тов и астро- цитов
5%-ный формалин	10	15,15 ± 0,36	22,20 ± 0,59	60 : 40
10%-ный »	10	18,63 ± 0,30	27,37 ± 0,58	60 : 40
40%-ный »	10	16,43 ± 0,30	26,04 ± 0,61	50 : 50
10%-ный формалин в физио- логическом растворе	10	18,69 ± 0,45	27,60 ± 0,76	45 : 55
То же с добавлением 2,4%-ной смолы акации	20	17,96 ± 0,26	34,02 ± 1,27	85 : 25
То же с добавлением 5,6%-ной смолы акации	20	18,03 ± 0,18	36,35 ± 0,63	68 : 32
Жидкость Суза	20	29,96 ± 0,31	45,34 ± 1,01	67 : 33

Измерения произведены на поперечных срезах VII шейного сегмента спинного мозга кошки.

Таблица 10
Сопоставление диаметра капилляров в мозгу лягушки при пользовании инъекционной методикой и при окраске эритроцитов до и после поправки на сморщивание (Драммон, 1944)

К гл. I, § 10

Формации	Окр.		Инъекц.	
	Д	П	Д	П
Задний продольный пучок	5,5	6,2	6,1	6,8
Ядро подъязычного нерва	5,9	6,6	6,4	7,2
Зернистый слой коры мозжечка . . .	5,9	6,6	5,8	6,5
Двигательное ядро лицевого нерва .	5,8	6,5	5,5	6,2
Молекулярный слой коры мозжечка	5,3	5,9	4,9	5,5
Дорсальное ядро улиткового нерва	6,0	6,7	6,0	6,7
Вентральный отдел полосатого тела	5,3	5,9	5,6	6,3
Primordium дорсального плаща . . .	5,9	6,6	5,5	6,2
Нейропил вентрального отдела по- лосатого тела	5,0	5,6	4,9	5,5
Primordium гиппокампа	5,6	6,3	6,6	6,3
Среднее арифметическое	5,6	6,3	5,6	6,3

Диаметр капилляров: окр. — при окраске эритроцитов; инъекц. — при пользовании инъекционной методикой; Д — до коррекции; П — после коррекции (размеры даны в $\mu\text{м}$).

Таблица 11
Определение плотности внутримозговой капиллярной сети

(С. М. Блинков и Г. Д. Моисеев, 1961)

К гл. I, § 10

Формации	N_c	n_c	N_z	N_v	L_0	$2n_c$	$\frac{L_0 - 2n_c}{2n_c} \cdot 100$
----------	-------	-------	-------	-------	-------	--------	-------------------------------------

Собака

Левое хвостатое тело, срез 18	126	228	255	236	466	456	2,2
Правое » » » 18	126	228	228	186	490	456	5,3
Левое » » » 17	128	232	220	211	470	464	1,3
Скорлупа, срез 17	138	251	240	225	512	502	2,0
Бледный шар, срез 17	122	221	187	158	469	442	6,1

Кролик

Поле 17, срез 20	186	337	164	192	638	674	5,3
» 17 » 7	185	336	212	222	661	672	1,6
Белое вещество, срез 7	45	82	112	107	166	164	1,2

N_c — число концов капилляров, подсчитанных на площади, равной $0,552 \text{ мм}^2$; n_c — плотность концов на 1 мм^2 ; N_z — число пересечений 102 горизонтальных линий сетки окулярмикрометра; N_v — число пересечений капиллярами 102 вертикальных линий сетки окулярмикрометра; L_0 — длина капилляров в 1 мм^2 при допущении неравномерного распределения капилляров; $2n_c$ — длина капилляров в 1 мм^2 при допущении равномерного распределения капилляров по всем направлениям; $\frac{L_0 - 2n_c}{2n_c} \cdot 100$ — ошибка при вычислении длины капилляров, происходящая вследствие допущения, что капилляры распределяются равномерно по всем направлениям (в %).

Таблица 12

Общий сухой вес нервной клетки у кролика

К гл. II, § 1

Местоположение клетки	Автор	Вес (в пикограммах)
Передние рога спинного мозга	Лоури, 1956	9000 (5000—13 000)
Боковые рога спинного мозга	Хиден, 1959	8000
Межпозвоночные ганглии	Лоури, 1956	10 200—50 000
То же	Хиден, 1959	5 000—75 000
Ядро подъязычного нерва	Братгард, 1957	2770
Ядро Дейтерса	Хиден, 1959	<div> <div>Малые 10 550 (свежий вес)</div> <div>Большие 20 800—83 000</div> </div>

Таблица 13

Объем нервной клетки у кролика ■ мк^3 (Хиден, 1960)

К гл. II, § 1

Местоположение клетки	Фиксированные ткани	Нефиксированные ткани
Биполяры сетчатки	2500 (1000—5000)	—
Зернистые клетки мозжечка	600—700	—
Клетки подъязычного нерва	5600	13 000
» передних рогов спинного мозга	22 000 (5000—40 000)	—
Клетки межпозвоночных ганглиев	—	180 000 (25 000—500 000)
Клетки супраоптического ядра	2740 (1000—5000)	—
» коры полушарий мозга	500—20 000	—
» ядра Дейтерса	—	42 100—90 400

Таблица 14

Соотношение между размерами тела нейрона и его дендритами
■ зрительной и моторной коре кошки (Шолл, 1953)

К гл. II, § 1

Тип клетки	Глубина расположения (в мк)	Объем клетки (в мк^3)	Площадь поверхности клетки (в мк^2)	Длина дендритов (в мк)	Число ветвей дендритов
<i>Зрительная кора</i>					
П	250	1030	470	1736	46
П	420	1680	660	2534	49
П	950	3560	1700	2521	47

Количество РНК в одной молекуле

Формулы

1. Простатическое ядро (кролик) 100

2. Синоскозальные ганглии (кролик) 200

3. Вязальный нерв (кролик) 670

4. Рого спинного мозга (человек 40—50 лет) 1

Размер митохондрий коровьей
электронной микроскопии

Автор	Митохондрии в т...	
	длина митохондрий	м
Харгманн (1953) Дезер (1959)	0,25—1,0	

$$p(1962) \dots | 0,65(0,4-0,9) | 0$$

поверхности мембран митохондрий белой крысы по данным электро-

Вид ткани

Кора головного мозга (И. И. Глазер, 1963) . . .
Проксимальные каналы ночки (И. И. Глазер, 1964) . . .
Паренхима печени (Добертис, 1962) . . .

Таблица 16

Количество РНК ■ одной клетке ■ пикограммах (Хиден, 1960)
К гл. II, § 2

Формация	Количество РНК	Формация	Количество РНК
Супраоптическое ядро (кролик)	70	Передние рога спинного мозга (человек 60—70 лет)	540
Спинномозговые ганглии (кролик)	1070	Ядро Дейтерса, крупные клетки (человек)	1550
Подъязычный нерв (кролик)	200	Ядро Дейтерса, мелкие клетки (человек)	700
Передние рога спинного мозга (человек 40—50 лет)	670		

Таблица 17

Размер митохондрий корковых нервных клеток в μ к по данным электронной микроскопии (Хартманн, 1953; И. И. Глезер, 1962)
К гл. II, § 2

Автор	Митохондрии ■ теле клетки		Митохондрии дендрита		Митохондрии аксона	
	длина митохондрий	ширина митохондрий	длина	ширина	длина	ширина
Хартманн (1953)	0,25—1,0	0,25—0,75	4—8	—	—	—
Глезер (1962) . . .	0,65 (0,4—0,9)	0,40 (0,3—0,5)	3—10	0,3—0,5	10,0	0,2—0,4

Таблица 18

Толщина мембран митохондрий и их количество в различных тканях белой крысы по данным электронной микроскопии (И. И. Глезер, 1963, 1964)
К гл. II, § 2

■ вид ткани	Толщина оболочки в Å			Толщина крист в Å			Плотность упаковки крист в Å	Количество митохондрий в одной клетке
	общая	темн.	светл.	общая	темн.	светл.		
Кора головного мозга (И. И. Глезер, 1963) . . .	130	35	60	190	51	88	163,4	2500
Проксимальные извитые каналцы почки (И. И. Глезер, 1964)	170	50	70	190	55	75	32,7	560—1200
Паренхима печени (де Робертис, 1962)	205	—	—	200	—	—	36,0	2550

Темн. — толщина осмиофильных мембран; светл. — толщина осмиофобного промежутка.

Таблица 19

Сопоставление величины и количества митохондрий нервных клеток в онтогенезе по данным электронной микроскопии (И. И. Глезер, 1963)

К гл. II, § 2

Митохондрии (все размеры в ангстремах)					
Новорожденный крысенок			Крысенок 16 дней		
Количество ¹	длина	ширина	количество ¹	длина	ширина
3,3	2900	2073	Темн. 2,2	4452	3110
6	5060	2780	Светл. 6	9283	5150

¹ В плоскости одного среза.

Таблица 20

Размеры и количество оболочек и крист митохондрий в онтогенезе у крысы по данным электронной микроскопии (И. И. Глезер, 1963)

К гл. II, § 2

Оболочка в ангстремах			Кристы в ангстремах		
	новорожденный	16 дней		новорожденный	16 дней
Вся толщина . . .	110	130	Вся толщина . .	160	188
Толщина темн.	26	35	Темн.	39,5	51
» светл.	57	59	Светл.	81	86
Протяженность	12 591	15 088	Количество . .	4,3 (0—12)	9,4 (3—20)

Темн. — толщина осмиофильных мембран; светл. — толщина осмиофобного промежутка.

Таблица 21

Число митозов в нервных клетках, содержащихся в 1 мм³ мозгового вещества, на протяжении первых 25 дней жизни белой крысы (Дональдсон, 1932)

К гл. II, § 3

Возраст (в днях)	Спинной мозг				
	шейный отдел	грудной отдел	поясничный отдел	мозжечок	кора большого мозга
1	208	115	259	1597	430
4	437	176	351	2111	447
6	446	236	320	—	193
7		Не обследовано		4848	—
12	46	75	14	839	37

Продолжение табл. 21

Возраст (в днях)	Спинной мозг				
	шейный отдел	грудной отдел	поясничный отдел	мозжечок	кора большого мозга
20с	00	00	00	520	—
20b	00	00	00	00	27
20a	00	00	00	00	18
25	00	00	00	00	27

a, b, c — разные крысы.

Таблица 22

Соотношение между объемом глии, нейронов, их отростков
и межклеточных пространств в коре головного мозга, в %

К гл. II, § 8

Автор	Тела нейронов	Глия	Дендриты	Сосуды	Межклеточ- ные простран- ства
Экономо (1929)	2	—	8*	—	90
Шерифф (1953)	5	—	—	—	—
Шолл (1953)	—	—	7	—	—
Поуп (1955)	5	5	25	30	35
Хорстман (1962)	—	—	—	—	5—7

* Суммарный объем дендритов, сосудов и аксонов.

Таблица 23

Вес спинного мозга в процентах к весу головного мозга
у человека и животных

К гл. III, § 1

Вид	Вес (в г)	Автор
Человек	2,06	Маршалл, 1892
Макак	12,1	М. А. Гремяцкий, 1950
Собака	18,77	Маршалл, 1892.
Кошка	22,41	Он же
„	25,86	М. А. Гремяцкий, 1950
Кролик:		
самцы	42,9	} Латимер, 1955
самки	45,9	
Морская свинка (самцы)	28,08	Он же
Крыса	36,14	Доналдсон, 1924
Черепаша	120	Латимер, 1955
Лягушка	около 45	Он же
Цыпленок	95	„ „

Длина и объем спинного мозга у новорожденного и взрослого человека (Лассек и Расмуссен, 1938)

К гл. III, § 1

Таблица 24

	Новорожденный (в среднем из 6 наблюдений)	Взрослый (в среднем из 6 наблюдений)	Прирост (в %)
Длина спинного мозга, в см	15,4	40,97	266
В том числе:			
длина шейных сегментов	3,98	9,48	238
> грудных	7,60	23,14	304
> поясничных	2,25	5,36	238
> крестцовых	1,55	2,99	193
Объем серого вещества спинного мозга, в см ³	1,00	5,01	501
В том числе:			
шейных сегментов	0,38	1,79	471
грудных	0,26	1,71	658
поясничных	0,23	1,03	448
крестцовых	0,13	0,48	369
Объем белого вещества спинного мозга, в см ³	1,64	23,13	1410
В том числе:			
шейных сегментов	0,70	7,50	1071
грудных	0,64	12,61	1970
поясничных	0,23	2,44	1061
крестцовых	0,07	0,58	829
Соотношение между объемом белого и серого вещества спинного мозга			
■ шейных сегментах	1,8	4,2	—
> грудных	2,4	7,4	—
> поясничных	1,0	2,3	—
> крестцовых	0,5	1,2	—

Таблица 25

Площадь поперечного сечения серого и белого вещества на различных уровнях спинного мозга у новорожденного и взрослого человека, в см² (Лассек и Расмуссен, 1938)

К гл. III, § 1

Сегменты	Серое вещество		Белое вещество	
	новорожденный	взрослый	новорожденный	взрослый
C _{1-VIII}	0,096	0,189	0,176	0,791
T _{I-XII}	0,034	0,074	0,084	0,545
L _{I-V}	1,100	0,193	0,104	0,455
S _{I-V}	0,086	0,162	0,046	0,193
В среднем по всему спинному мозгу	0,079	0,155	0,103	0,496

Таблица 26

Длина и диаметр сегментов спинного мозга, а также длина
спинномозговых корешков собаки, в мм (Г. Д. Бурдей, 1960)
К гл. III, § 1

Сегменты спинного мозга	Сегменты				Корешки			
	длина		диаметр		эпидуральная часть		субдуральная часть	
	колебание	средняя	колебание	средняя	правая	левая	правая	левая
C _I	Не измерялась		От 8 до 10	9,0	2	3	8	6
C _{II}	От 13 до 23	17,6	» 6 » 9	8,0	3	4	12	10
C _{III}	» 19 » 29	25,9	» 6 » 8	7,0	3	5	18	15
C _{IV}	» 20 » 31	25,6	» 7 » 9	8,0	3	6	16	15
C _V	» 17 » 22	21,1	» 7 » 9	8,0	4	7	12	18
C _{VI}	» 14 » 29	19,3	» 7 » 9	8,0	8	8	11	18
C _{VII}	» 10 » 16	13,1	» 8 » 9,5	8,0	9	11	9	12
C _{VIII}	» 9 » 16	11,3	» 8 » 9	8,5	12	13	11	12
T _I	» 9 » 13	10,8	» 7 » 8	7,7	15	13	12	13
T _{II}	» 9 » 14	11,1	» 6 » 8	7,2	17	14	13	15
T _{III}	» 10 » 16	12,9	» 6 » 7	6,6	16	12	17	18
T _{IV}	» 10 » 22	15,2	» 5 » 7	6,2	13	10	19	20
T _V	» 14 » 20	15,2	» 5 » 7	6,0	13	8	21	21
T _{VI}	» 14 » 21	17,7	» 5 » 6	5,2	14	8	20	21
T _{VII}	» 14 » 20	17,2	» 5 » 7	5,4	11	7	17	18
T _{VIII}	» 16 » 23	19,4	» 5 » 7	5,4	10	7	17	18
T _{IX}	» 16 » 22	19,3	» 5 » 6	5,2	8	7	15	16
T _X	» 15 » 25	20,2	» 5 » 6	5,4	7	6	14	15
T _{XI}	» 12 » 25	19,8	» 5 » 6	5,4	5	7	15	15
T _{XII}	» 14 » 25	21,0	» 4 » 7	5,4	6	6	14	13
T _{XIII}	» 18 » 29	22,6	» 4 » 7	6,0	7	6	10	14
L _I	» 16 » 24	20,6	» 5 » 7	6,0	9	10	11	14
L _{II}	» 14 » 22	17,8	» 6 » 8	6,6	12	11	12	14
L _{III}	» 13 » 18	14,3	» 7 » 8	7,4	15	19	14	15
L _{IV}	» 10 » 16	12,4	» 7 » 10	8,0	23	27	21	20
L _V	» 7 » 12	10,2	» 8 » 10	8,6	30	36	25	25
L _{VI}	» 6 » 10	8,6	» 8 » 9	8,6	34	41	28	30
L _{VII}	» 7 » 11	8,8	» 7 » 8	8,0	34	48	32	30
S _I	» 4 » 9	6,0	» 6 » 7	6,3	36	38	40	40
S _{II}	» 4 » 8	6,0	4,0	4,0	38	38	42	44
S _{III}	» 3 » 5	4,0	4,0	4,0	39	39	45	46

Таблица 27

Длина и диаметр сегментов спинного мозга кошки, ■ мм

(Г. Д. Бурдей, 1960)

К гл. III, § 1

Сегменты спинного мозга	Длина		Диаметр	
	колебание	средняя	колебание	средняя
C _I	От 12 до 14	10	От 8 до 9	8,4
C _{II}	» 10 » 14	11,8	» 6 » 8	7,0
C _{III}	» 10 » 15	12,1	» 7 » 8	7,1
C _{IV}	» 9 » 12	11,3	» 7 » 8	7,4
C _V	» 8 » 12	10,1	» 7 » 8	7,6
C _{VI}	» 7 » 10	8,0	» 8 » 9	8,4
C _{VII}	» 6 » 9	7,9	» 8 » 9	8,6
C _{VIII}	» 6 » 9	7,4	» 7 » 9	7,9
T _I	» 6 » 8	6,9	» 5 » 8	7,0
T _{II}	» 6 » 10	6,9	» 5 » 7	6,2
T _{III}	» 7 » 11	8,3	» 5 » 7	5,7
T _{IV}	» 8 » 11	9,3	» 5 » 6	5,4
T _V	» 9 » 12	10,2	» 5 » 6	5,6
T _{VI}	» 9 » 15	10,9	» 5 » 6	5,1
T _{VII}	» 10 » 14	11,2	» 5 » 6	5,0
T _{VIII}	» 9 » 12	11,6	5	5,0
T _{IX}	» 10 » 17	12,2	» 4 » 5	5,0
T _X	» 11 » 15	13,1	» 5 » 6	5,0
T _{XI}	» 13 » 15	14,0	» 5 » 6	5,0
T _{XII}	» 14 » 17	15,4	» 5 » 6	5,2
T _{XIII}	» 15 » 19	17,0	» 5 » 6	5,4
L _I	» 13 » 17	15,7	» 5 » 6	5,4
L _{II}	» 14 » 18	15,4	» 5 » 6	5,7
L _{III}	» 11 » 17	13,7	» 5 » 7	6,0
L _{IV}	» 11 » 13	12,2	» 6 » 7	6,5
L _V	» 7 » 11	9,5	» 6 » 7	6,7
L _{VI}	» 8 » 10	9,0	» 7 » 8	7,5
L _{VII}	» 7 » 9	8,1	» 7 » 8	7,3
S _I	» 4 » 9	7,0	» 4 » 7	6,3
S _{II}	» 4 » 7	5,7	» 3 » 6	5,0
S _{III}	Не измерено	—	» 3 » 5	5,0

Таблица 28

Соотношение между площадью серого и белого вещества
на различных уровнях спинного мозга у парнокопытных
(Ж. С. Садыков)

К гл. III, § 1

Животные	C _{I-IV}	C _V	Шейное утолще- ние C _{VI-VIII} и T _I	T _{II-XIII}	L _{I-III}	L _{IV}	Сегменты пояснич- ного утолщения			Конус
							L _V	L _{VI}	S _{I-II}	
Марал	1:10	1:9	1:6—7	1:8	1:6	1:4	1:3	1:2	1:1,5	1:1
Овца, коза	1:8	1:7	1:4—5	1:7	1:5	1:4	1:3	1:2	1:1,5	1:1
Сайга, джейран, архар, козерог	1:8	1:6	1:3—4	1:7	1:5	1:4	1:3	1:2	1:1,5	1:1
Дикий кабан	1:6	1:6	1:4—5	1:8	1:5	1:3	1:2	—	1:1,5	1:1

За единицу принята площадь серого вещества.

Таблица 29

Площадь белого и серого вещества на поперечном срезе
спинного мозга на уровне шейного и поясничного утолщения,
а также грудного сегмента у парнокопытных, ■ мм²
(Ж. С. Садыков, 1963)

К гл. III, § 1

Сегменты	Овца			Коза			Марал		
	белое в-во	серое в-во	общая площадь	белое в-во	серое в-во	общая площадь	белое в-во	серое в-во	общая площадь
C _{VII}	35,04	9,60	44,64	42,86	11,56	54,42	102,16	13,04	115,20
T _{VII}	14,12	2,28	16,40	23,48	3,52	27,00	46,16	5,04	51,20
L _{VI}	25,20	11,52	36,72	40,36	12,92	53,28	58,70	18,60	87,36

Продолжение табл. 29

Сегменты	Сайга			Архар			Кабан		
	белое в-во	серое в-во	общая площадь	белое в-во	серое в-во	общая площадь	белое в-во	серое в-во	общая площадь
C _{VII}	37,3	10,8	48,1	47,24	12,16	59,4	56,58	12,24	68,82
T _{VII}	16,38	2,34	18,72	23,74	3,52	27,26	28,12	3,20	31,32
L _{VI}	29,60	12,96	42,56	35,60	17,20	52,80	42,49	14,06	56,55

Количество клеток в спинномозговых узлах и волокон в задних и передних корешках, а также спинномозговых нервах семи сегментов у человека (Давенпорт и Боте, 1934)

К гл. III, § 2—3

Сегменты	Количество клеток в узле	Задний корешок				Передний корешок		Оба корешка	Спинальные нервы	Оба корешка	Спинальные нервы
		общее количество волокон (серебрение)	количество аксонов на 100 клеток	количество безмякотных волокон ¹	отношение волокон безмякотных к мякотным	общее количество волокон (серебрение)	количество безмякотных волокон	общее количество волокон (серебрение)		количество мякотных волокон (осмиривание)	
C _{II}	49 000	38 000	78	13 000	0,52	3 800	450	41 800	—	28 350	—
C _{VI}	60 000	61 000	102	26 000	0,74	12 500	500	73 500	75 000	47 000	53 300
T _{IV}	24 000	20 500	85	9 500	0,95	9 800	2700	30 300	29 300	17 100	13 800
T _{IX}	30 500	29 000	95	18 500	1,76	7 200	1600	36 200	28 500	16 100	20 000
L _{III}	59 000	57 500	97	25 000	0,77	9 600	600	67 100	62 800	41 500	45 800
S _{III}	56 000	50 000	89	27 500	1,22	6 100	1500	56 100	55 200	27 100	35 000
S _V	3 400	3 240	95	1 720	1,13	1 410	780	4 650	3 350	2 150	1 480

¹ Количество безмякотных волокон определялось путем вычитания количества мякотных волокон, подсчитанных на осмириванных препаратах, из общего количества волокон, подсчитанного на препаратах, изготовленных с помощью методики серебрения.

Количество клеток и уменьшение корешков		Количество г семи сегментов		Изменение количества клеток у человека	
Сегмент	Сегмент	Правый задний корешок	Правый передний корешок	Сегмент	Сегмент
C _{II}	C _{II}	58	3	Спинально в грудных сегментах VIII и IX	Спинально в грудных сегментах VIII и IX
C _{VI}	C _{VI}	3	3	Возрастание в % к количеству клеток в грудном сегменте	Возрастание в % к количеству клеток в грудном сегменте
C _{VII}	C _{VII}	15	15	Уменьшение в % к количеству клеток в грудном сегменте	Уменьшение в % к количеству клеток в грудном сегменте
T _{IV}	T _{IV}	39	39	40—49 лет	40—49 лет

Таблица 31

Изменение количества клеток в спинномозговых узлах
у человека с возрастом (Гарднер, 1940)

К гл. III, § 2

	Возраст					
	30—39	40—49	50—59	60—69	70—79	80—89
VIII грудной сегмент	32 832	39 281	34 269	25 868	26 043	24 367
IX » »	34 115	36 367	32 695	27 062	26 592	28 348
Суммарно п грудных сег- ментах VIII и IX	33 473	37 828	33 482	26 365	26 317	26 357
Возрастание в % к количе- ству клеток в группе 30—39 лет	—	13	—	—	—	—
Уменьшение в % к коли- честву клеток в группе 40—49 лет	—	—	11,5	30,3	30,4	30,3

Таблица 32

Количество ганглиозных клеток в задних корешках
семи сегментов у человека (Петерс, 1940)

К гл. III, § 2

Сегменты	Правый зад- ний корешок	Левый задний корешок	Сегменты	Правый зад- ний корешок	Левый задний корешок
C _{II}	58	45	T _X	31	31
C _{VI}	3	10	L _{IV}	9	29
C _{VII}	15	27	S _{III}	15	42
T _{IV}	39	9			

Таблица 33

Количество клеток в спинномозговых узлах у новорожденной крысы
и уменьшение количества клеток после ампутации передней лапы
(Галл и Шнейдерган, 1945)

К гл. III, § 2

Сегмент	Колебание	Средняя	Уменьшение количества клеток после операции (в %)
C _V	От 1240 до 1883	1635	3,9
C _{VI}	» 1149 » 1481	1319	20,0
C _{VII}	» 1386 » 1828	1560	42,2
C _{VIII}	» 1495 » 1798	1620	65,7

Продолжение табл. 33

Сегмент	Колебание	Средняя	Уменьшение количества клеток после операции (в %)
T_I	От 1316 до 1596	1433	31,3
T_{II}	» 1126 » 1454		
T_{III}	» 1046 » 1280		
T_{IV}	947 (1 крыса)		

Таблица 34

Размеры клеток шейного спинномозгового узла и их ядер у белой крысы (Дональдсон, 1924)

К гл. III, § 2

Количество измеренных клеток	Средние диаметры (в мк)	
	тело клетки	ядро
10	55 × 46	18 × 15
10	38 × 25	15 × 14
5	26 × 23	13 × 12
5	19 × 17	10 × 10

Таблица 35

Количество мягкотных волокон ■ корешках спинного мозга у человека (Давенпорт, Боте, 1934)

К гл. III, § 3

Сегмент	Задний корешок			Передний корешок	
	Ингберт (1903) *	Курэ с сотр. (1929) **	Давенпорт, Боте (1934)	Ингберт (1903)	Давенпорт, Боте (1934)
C_{II}	28 375	—	25 000	4 259	3 350
C_{VI}	46 549	29 113	35 000	11 794	12 000
T_{IV}	11 375	4 366	10 000	7 625	7 100
T_{IX}	8 163	7 310	10 500	5 789	5 600
L_{III}	31 328	14 313	—	—	—
		5 835	—	—	—
		16 195	32 500	11 138	9 000
S_{III}	25 545	17 705	—	—	—
		11 079	—	—	—
S_V	2 223	17 998	22 500	4 406	4 600
		—	1 520	1 702	630

* Подсчеты произведены на препаратах корешков мужчины средних лет весом около 80 кг.

** Количество волокон в T_{IX} и L_{III} сегментов было подсчитано в трех наблюдениях.

Таблица 36

Изменчивость количества мякотных волокон в корешках
спинного мозга у человека (В. Г. Слинко, 1950)

К гл. III, § 3

Сегмент	Задние корешки		Передние корешки	
	минимальная	максимальная	минимальная	максимальная
C _{IV}	—	—	8164	8181
C _V	3539	26 025	2383	6346
C _{VI}	8016	32 533	2255	6346
C _{VII}	1986	27 142	1320	5245
C _{VIII}	1058	25 176	1143	5553
T _I	1469	7 596	1014	4449

Таблица 37

Колебание количества волокон в задних корешках поясничного
утолщения спинного мозга у человека
(А. Г. Михайлов и С. С. Михайлов, 1960)

К гл. III, § 3

	T _{XII}	L _I	L _{II}	L _{III}	L _{IV}	L _V
Максимум	9000	17 000	27 100	33 600	37 700	44 700
Минимум	4000	3 500	5 200	14 100	21 100	26 400

Продолжение табл. 37

	S _I	S _{II}	S _{III}	S _{IV}
Максимум	48 000	29 400	20 000	10 000
Минимум	19 000	5 000	4 000	3 900

Таблица 38

Колебание количества мякотных волокон в передних и задних
корешках спинного мозга, а также количества ганглиозных клеток
в спинномозговых узлах VIII и IX грудных сегментов у 31 человека
в возрасте от 34 до 85 лет (Гарднер, 1940)

К гл. III, § 2 и 3

	T _{VIII} колебание		T _{IX} колебание	
	от	до	от	до
Количество волокон в переднем ко- решке	3 598	6 593	3 376	6 075
Количество волокон в заднем ко- решке	6 770	12 121	6 970	12 046
Количество клеток в спинномозго- вом узле	19 415	41 343	23 176	41 081

Таблица 39

Количество мягкотных волокон (в среднем) в VIII и IX грудных корешках у людей различного возраста (Гарднер, 1940)

К гл. III, § 3

	Новорожденный	От 10 до 19 лет	От 20 до 29 лет	От 30 до 39 лет	От 40 до 49 лет	От 50 до 59 лет	От 60 до 69 лет	От 70 до 79 лет	От 80 до 89 лет
T_{VIII}									
Задний корешок	4178	10 628	11 058	9 665	9 368	8658	8169	7962	8286
T_{VIII}									
Передний корешок	1777	5 968	6 205	5 816	5 495	5361	4805	4420	4923
T_{IX}									
Задний корешок	4365	12 301	11 304	11 395	10 320	9841	8522	8523	9134
T_{IX}									
Передний корешок	1881	6 081	6 204	5 648	5 506	5293	4845	4628	5086
В среднем суммарно в VIII и IX передних и задних корешках	3050	8 744	8 693	8 131	7 672	7288	6585	6383	6857
Возрастание (в % к новорожденному)	—	187	—	—	—	—	—	—	—
Падение (в % от величины в группе от 10 до 19 лет)	—	—	0,59	7	12,3	16,7	24,7	27	21,6

Таблица 40

Количество мягкотных волокон в двух задних копчиковых корешках у обезьяны (Кашимура и Одахи, 1936)

К гл. III, § 3

	I корешок		II корешок	
	количество волокон		количество волокон	
	всего	меньше 3 мк	всего	меньше 3 мк
Вблизи спинного мозга	1207	580	1956	933
Вблизи спинномозгового узла	1991	955	2515	1355
Прирост. в %	65	81	28	35

Таблица 41

Количество мякотных волокон ■ корешках спинного мозга
и количество клеток ■ спинномозговом узле II шейного сегмента
у белых крыс различного возраста

(Рансон, 1906 — приведено по Доналдсону, 1924)

К гл. III, § 3

Вес тела (в г)	Количество клеток	Количество волокон	
		в заднем корешке	в переднем корешке
110	7721	2472	689
110	8116	2394	660
110	—	1959	590
110	—	2217	591
155	9342	—	—
161	—	2090	672
188	8624	2689	703
188	—	2891	773
302	—	2386	646

Крыса в возрасте 72 дней весит около 110 г, а крыса в возрасте 240 дней — около 188 г.

Таблица 42

Количество клеток ■ спинномозговых узлах
у крыс различного возраста (Доналдсон, 1924)

К гл. III, § 3

Вес тела (в г)	Узел C _{VI}	Узел T _{IV}	Узел L _{II}
10,3	10 996	7142	8315
24,5	9 793	7068	8200
68,5	11 772	7611	9514
167,0	12 200	7406	9442

Таблица 43

Количество и диаметр мякотных волокон ■ задних корешках
спинного мозга у крыс различного возраста
(Гатаи, 1902 — приводится по Доналдсону, 1924)

К гл. III, § 3

Вес (в г)	VI шейный корешок		IV грудной корешок		II поясничный корешок	
	количество	д-тр	количество	д-тр	количество	д-тр
10,3	1998	7,5	607	4,8	733	5,1
24,5	2569	11,6	683	7,1	911	8,0
68,5	2683	13,3	1420	8,9	1317	11,3
167,0	4227	13,9	1522	11,6	1644	12,0
264,3	4028	—	1650	—	2102	—

Д-тр — средний диаметр 20 наиболее крупных волокон (в мк).

Таблица 44

Изменение величины клеток спинномозговых узлов и диаметра волокон задних корешков у белых крыс различного возраста (Доналдсон и Нагасака, 1918 — приведено по Доналдсону, 1924)

К гл. III, § 3

Вес тела, средняя величина (в г)	Возраст, Средняя величина (в днях)	Диаметр клеток спинномозговых узлов в среднем (в мк)	Средн. диаметр волокон задних корешков (в мк)	Отношение размеров клеток к размеру волокон
29	24	23,5	10,8	2,18:1
85,1	56	29,8	13,0	2,29:1
149,2	105	33,4	15,7	2,13:1
264,2	267	38,1	18,3	2,08:1
Возрастание в онтогенезе		1:1,6	1:1,7	

Таблица 45

Относительное количество безмякотных волокон в задних и передних спинномозговых корешках у человека (Давенпорт и Боте, 1934)

К гл. III, § 3

Сегмент	Задние корешки	Передние корешки	Сегмент	Задние корешки	Передние корешки
C _{II}	520	85	L _{III}	770	63
C _{VI}	740	25	S _{III}	1220	246
T _{IV}	950	276	S _V	1130	553
T _{IX}	1760	222			

Количество мякотных волокон принято за 1000.

Таблица 46

Колебание количества волокон в передних корешках поясничного утолщения (А. Г. Михайлов и С. С. Михайлов, 1960)

К гл. III, § 3

	T _{XII}	L _I	L _{II}	L _{III}	L _{IV}	L _V	S _I	S _{II}	S _{III}	S _{IV}
Максимальное к-во . . .	6000	8000	8800	9000	16 000	8000	17 600	9600	4700	4900
Минимальное к-во . . .	3500	3500	4000	4500	4 500	4000	4 600	1500	1700	1700

Таблица 47

Соотношение между количеством аксонов в задних и передних спинномозговых корешках,
в ‰, округлено до 0,1‰ (Агдур, 1934)

К гл. III, § 3

Вид	Количество особей	Возраст или вес (у крота — длина тела)	Сторона	Все спинномозговые корешки	Шейное утолщение	Грудные сегменты	Поясничное утолщение	Примечание
Крот	7	58—94 мм	Левая	1,5:1	Сп. н. III 1,6:1	Сп. н. IV—VIII 1,7:1	Сп. н. IX—X 1,6:1	Среднее арифметическое
Белая мышь ♂	1	500 дней	Левая	2,0:1	$C_V - C_{VIII}$ T_I 2,0:1	$T_{II} - T_{XIII}$ 2,0:1	$L_I - L_{VI}$ и $S_I - S_{III}$ 2,1:1	
Белая мышь ♀	1	500 дней	Левая	2,1:1	1,9:1	2,1:1	2,3:1	
Крыса ♂	1	415 г	Левая	1,8:1	1,9:1	1,6:1	1,9:1	
Крыса ♀	1	220 г	Левая	2,0:1	2,0:1	1,8:1	2,3:1	

Сп. н. — спинальный нерв.

Вид	Количество особей	Возраст или вес (у крота — длина тела)	Сторона	Все спинномозговые корешки	Шейное утолщение	Грудные сегменты	Поясничное утолщение	Примечание
Крыса	3	10, 20, 30 дней	Левая	1,9:1	2,1:1	1,7:1	1,9:1	Среднее арифметическое
Собака ♂	1	3,5 лет	Левая	2,0:1	$C_{IV} - C_{VIII}$ T_I 2,1:1	$T_{II} - T_{XII}$ 1,4:1	$L_I - L_{VIII}$ и $S_I - S_{III}$ 2,5:1	
Собака ♀	1	6 лет	Левая Правая	2,1:1 2,2:1	2,3:1 2,3:1	1,5:1 1,9:1	2,3:1 2,3:1	
Собака	3	6, 17, 60 дней	Левая	1,9:1	1,7:1	1,6:1	2,4:1	Среднее арифметическое
Человек ♂	1	30 лет	Левая Правая	4,8:1 5,0:1	7,0:1 5,2:1	2,9:1 2,3:1	$L_I - L_V$ и $S_I - S_{III}$ 7,4:1 7,6:1	
Человек ♂	1	55 лет	Левая	—	—	2,6:1	7,9:1	

Количество импл.
спинномозговкошата
Взрослые кошки
Старые кошкиМ — средняя ве.
числа.Количество и
спинномозгкорешок C_{VIII}
, T_I

М — средняя

Передние корешки
возраста. Кол-во
к площади, . . .

Возраст, количество

2 самки
2 самца
7 дней

Таблица 48

Количество импрегнированных серебром волокон в передних спинномозговых корешках у кошек различного возраста

(Мойер и Фриман, 1955)

К гл. III, § 3

	VIII шейный корешок			I грудной корешок		
	<i>M</i>	<i>min</i>	<i>max</i>	<i>M</i>	<i>min</i>	<i>max</i>
Котята	5231	5002	5599	4521	4034	4983
Взрослые кошки	5743	5309	6158	5225	4941	5499
Старые кошки	5885	4699	6658	5013	4366	5515

M — средняя величина; *min* — минимальная; *max* — максимальная величина.

Таблица 49

Количество импрегнированных серебром волокон в передних спинномозговых корешках у кошек различного возраста

(Мойер и Калишевский, 1958)

К гл. III, § 3

	Котята		Взрослые кошки		Старые кошки	
	<i>M</i>	<i>S</i>	<i>M</i>	<i>S</i>	<i>M</i>	<i>S</i>
Корешок C_{VIII}	5404	337	5671	411	5844	471
» T_1	4542	526	4981	401	5194	384

M — средняя величина; *S* — квадратическое отклонение.

Таблица 50

Передние корешки II шейного сегмента у белых крыс различного возраста. Количество волокон и площадь, занятая аксонами в % к площади, занятой наиболее крупными мякотными волокнами

(Данн, 1912 — цит. по Доналдсону, 1924)

К гл. III, § 3

Возраст, количество животных	Вес (в г)	Количество волокон	% площади, занятой аксонами
7 дней			
2 самки	8,59	368	61,6
2 самца	9,33	366	62,3

Возраст, количество животных	Вес (в г)	Количество волокон	% площади, занятой аксонами
14 дней			
2 самки	20,92	542	47,0
2 самца	21,33	565	46,2
36 дней			
2 самки	42,24	653	40,0
2 самца	41,93	613	39,3
75 дней			
2 самки	136,70	560	43,0
2 самца	169,55	668	45,1
132 дня			
2 самки	164,26	683	43,6
2 самца	267,00	625	44,8
180 дней			
2 самки	212,5	518	44,9
2 самца	264,80	609	48,7
270 дней			
2 самки	176,91	776	51,3
2 самца	340,05	617	49,4
640 дней			
3 самца	334,47	864	45,8

Таблица 51

Максимальное и среднее количество осевых цилиндров в передних спинномозговых корешках у белой крысы в зависимости от возраста и пола (Дункан, 1934)
К гл. III, § 3

Возраст (в днях)	VIII шейный		Наиболее крупный поясничный	
	максимально	в среднем	максимально	в среднем
Самцы				
Молодые (18—50)	1351	1122	2011	1913
Зрелые (136—300)	1364	1268	2142	1940
Старые (548—864)	1229	1128	1930	1799
Самки				
18—50	992	944	1891	1631
95—150	1079	986	1805	1794
856	1007	964	1764	1632

Таблица 52

Количество мягкотных волокон в передних корешках спинного мозга
у крыс различного возраста (Гагаи, 1902 — по Доналдсону, 1924)

К гл. III, § 3

Вес тела (в г)	VI шейный	IV грудной	II поясничный
10,3	558	286	333
24,5	1007	434	698
68,5	1302	561	704
167,0	1474	613	1028
264,3	1522	772	965

Таблица 53

Процентное содержание ядер различной величины в клетках передних
рогов шейного (С), грудного (Т) и поясничного (L) сегментов спинного
мозга у человека (Луди, 1951)

К гл. III, § 4

Объем ядер (в мк ³)	L	T	C	Объем ядер (в мк ³)	L	T	C
694	1	2	4	1965	16	18	13
826	2	1	12	2336	22	9	10
926	7	9	15	2778	11	9	5
1186	8	12	10	3304	2	2	1
1389	14	12	13	3830	3	—	—
1652	14	26	17				

Таблица 54

Размеры клеток спинного мозга у кошки (Рексед, 1951)

К гл. III, § 4
(См. рис. 8. в тексте)

Зоны	Мелкие клетки	Большинство клеток	Наиболее крупные клетки
I	$\frac{5}{8-10}$	$\frac{8-10}{12}$	$\frac{15-25}{30}$
II	$\frac{5}{5}$	От $\frac{5}{5}$ до $\frac{10}{10}$	$\frac{10}{10}$

ЗАКЛЮЧЕНИЕ РАБОТЫ ИСТОЧНИКА
НА ЛЕВОЙ И ПРАВОЙ ПОСЛЕ
В ПОСЛЕ АМПУТАЦИИ ЛЕВОЙ

число сторон. M , углов	левая сторона. M , лев.	M , прав. — M , лев. — M , прав. — M , лев.	количество дней по 10
55,76	55,71	$0,05 \pm 1,32$	
62,51	64,51	$2,00 \pm 1,98$	
61,76	63,16	$1,60 \pm 1,48$	
62,51	60,42	$2,09 \pm 1,55$	
7,22	60,41	$0,80 \pm 1,86$	
61,55	61,41	$0,45 \pm 1,31$	

M — средняя величина произведе
ния в МК; m — ошибка средней

М — средняя величина произведе-
ния, в МК; m — ошибка средней

Количество двигательных клеток
утоления у мыши в возраст

Застава	Правильно
---------	-----------

К 2.	Правый	Левый
------	--------	-------

2	1920	Левый	Разни
3			

3	1920		Разни
4	1545	1923	
6	1540	1551	3
	1502	1529	6
		1466	11
			30

Разни

Распределение мотонейронов
около 30 К

Таблица 56

Величина ядер мотонейронов поясничных и крестцовых сегментов на левой и правой половине спинного мозга у контрольных крыс и после ампутации левой задней лапы (К. Г. Щитков, 1959)

К гл. III, § 4

Контрольные животные			Подопытные животные			
правая сторона, M_1 прав.	левая сторона, M_1 лев.	M_1 прав. — M_1 лев. $\pm \sqrt{m_1^2 \text{ прав.} + m_1^2 \text{ лев.}}$	количество иней после ампутации	правая сторона, M_2 прав.	левая сторона, M_2 лев.	M_2 прав. — M_2 лев. $\pm \sqrt{m_2^2 \text{ прав.} + m_2^2 \text{ лев.}}$
55,76	55,71	0,05 \pm 1,32	5	58,01	61,65	2,25 \pm 1,14
62,51	64,51	2,00 \pm 1,98	10	60,51	59,51	2,00 \pm 1,76
64,76	63,16	1,60 \pm 1,48	20	63,46	64,16	1,30 \pm 1,47
62,51	60,42	2,09 \pm 1,55	30	67,51	60,51	5,00 \pm 1,50
61,21	60,41	0,80 \pm 1,86	60	75,05	58,19	13,84 \pm 2,21
61,86	61,41	0,45 \pm 1,31	180	70,11	61,76	8,25 \pm 1,72

M — средняя величина произведения наибольшего и наименьшего диаметра, в $\mu\text{м}$; m — ошибка средней, в $\mu\text{м}$.

Таблица 57

Количество двигательных клеток в передних рогах поясничного утолщения у мыши в возрасте от 2 до 104 дней (Романес, 1946)

К гл. III, § 4

Возраст (в днях)	Правый	Левый	Разница	Возраст (в днях)	Правый	Левый	Разница
2	1920	1923	3	8	1404	1416	12
3	1545	1551	6	12	1385	1377	8
4	1540	1529	11	39	1683	1694	11
6	1502	1466	36	104	1536	1520	16

Таблица 58

Распределение мотонейронов в спинном мозгу лягушки весом около 30 г (Сильвер, 1942)

К гл. III, § 4

уровень нерва	Среднее количество мотонейронов на 15-микронном срезе спинного мозга	Среднее количество мотонейронов на поперечной пластине спинного мозга толщиной 1 мм	уровень нерва	Среднее количество мотонейронов на 15-микронном срезе спинного мозга	Среднее количество мотонейронов на поперечной пластине спинного мозга толщиной 1 мм
II	4—5	300	VII—VIII	3	200
III—IV	7—8	500	VIII—XI	4—5	300
IV—V	5—6	350	XI	1	60
V—VI	2	125			

Количество волокон (в %) различного диаметра в спинном мозгу у 13-летней девочки на уровне III грудного сегмента (Хегквист, 1936)

К гл. III, § 5

[illegible]

Таблица 60

Длина и диаметр маутнеровских волокон у золотой рыбки
(Легисса, 1956)

К гл. III, § 5

Длина тела (в см)	Длина волокна (в см)	Диаметр осе- вого цилиндра (в мк)	Длина тела (в см)	Длина волокна (в см)	Диаметр осе- вого цилиндра (в мк)
2	1,7	17	14,5	12,5	41
9	7,5	29	17	13,5	40
11	9,5	38	19	15	44

Таблица 61

Среднее количество и размер конечных пуговок
на клетках различных формаций серого вещества
спинного мозга у кошки (Хаггар и Барр, 1950)

К гл. III, § 6

Формации	Количество пуговок на одной клетке	Средняя величина (в мк)
Главное ядро заднего рога	38,2	1,6—2,1
Передний рог, медиальная группа	36,1	1,3—1,9
Передний рог, вентро-латеральная группа	37,1	0,9—1,3
Передний рог, дорсо-латеральная группа	34,1	0,7—1,1

Таблица 62

Густота расположения волокон в пирамидном пучке
(Вейль и Лассек, 1929)

К гл. IV, § 2

Сегмент	Волокна, импрегнированные по Большовскому			Мякотные волокна
	подсчитано	сморщивание (в %)	истинное количество	
C _V	76 500	11	68 000	51 000
C _V	73 000	8	67 000	
C _{VIII}	69 500	8	64 000	51 000
T _{II}	80 500	23	62 000	
T _V	65 000	—	66 000	43 000
T _{IX}	62 500	4	60 000	
T _X	69 000	6	65 000	45 000
T _{XII}	75 000	13	65 000	50 000
L _I	77 000	14	66 000	

В таблице указано количество волокон в 1 мм².

Таблица 63

Диаметр нервных волокон в пирамидном пучке и их распределение,
в % (Вейль и Лассек, 1929)

К гл. IV, § 1

Диаметр волокон (в мк)	Волокна, импрегнированные по Бильшовскому		Мякотные волокна	
	VIII шейный	I поясничный	VIII шейный	I поясничный
0,3—1	48	34	3	1
1,1—2	39	51	54	43
2,1—3	9	13	17	18
3,1—4	3	2	10	15
4,1—5	1	—	10	10
5,1—6	—	—	5	10
6,1—7	—	—	1	3
Всего...	100	100	100	100

Таблица 64

Процентное соотношение волокон различного диаметра
в пирамидном пучке на уровне III грудного сегмента
у девочки 13 лет и мужчины 31 года (Хегквист, 1936)

К гл. IV, § 1

Диаметр волокон (в мк)	Девочка 13 лет	Мужчина 31 года	Диаметр волокон (в мк)	Девочка 13 лет	Мужчина 31 года
Менее 2	44,2	45,9	От 7 до 8	1,6	1,3
От 2 до 3	24,2	32,8	» 8 » 9	3,6	0,9
» 3 » 4	6,0	7,9	» 9 » 10	2,0	0,2
» 4 » 5	5,3	5,7	» 10 » 11	3,4	0,5
» 5 » 6	3,3	2,6	» 12 » 17	2,4	0,5
» 6 » 7	3,5	2,2			

Таблица 65

Количество волокон различного диаметра в пирамидном пучке
у человека (Ферхарт, 1950)

К гл. IV, § 1

Диаметр (в мк)	Количество волокон	Диаметр (в мк)	Количество волокон
1	От 403 000 до 645 000	От 6 до 7	От 12 400 до 22 300
2	» 15 000 » 42 000	> 8	» 3 000 » 12 000
От 3 до 5	» 34 000 » 67 000		

Количество волокон различного диаметра в среднем сегменте основания ножки и в пирамидном пучке на уровне середины нижней оливы у макака (Ферхарт, 1948)

К гл. IV, § 1

Диаметр волокон	1 мк	2 мк	3—5 мк	6—8 мк	8 мк	Площадь сечения (в мм ²)
Средний сегмент основания ножки	200 000	19 000	25 000	4000	2000	2,0
Пирамидный пучок на уровне нижней оливы	156 000	16 000	20 000	2900	1000	2,0

Таблица 67

Сравнительные данные о пирамидной системе у приматов: паукообразной обезьяны, макака, шимпанзе и человека

(Лассек и Уитли, 1945)

К гл. IV, § 2

Животное	Площадь сечения пирамидного пучка над перекрестом (в мм ²)	Количество аксонов в пирамидном пучке в продолговатом мозгу над перекрестом	Количество клеток Беца в поле 4 одного полушария	Площадь клетчатки Беца на срезах (в мм ²)	Количество клеток (в % в верхней трети поля 4)	Количество клеток (в % в средней трети поля 4)	Количество клеток (в % в нижней трети поля 4)	Количество клеток (в % в передней стенке центральной борозды)	Количество клеток (в % на свободной поверхности поля 4)
Ateles ater	3,23	505 000	10 165	От 500 до 2700	27,9	49,0	23,1	13,9	86,1
Macacus mullata	2,89	554 000	18 845	от 600 до 3000	51,9	32,8	15,3	31,0	69,0
Troglodytes niger . . .	7,77	807 000	28 045	от 800 до 3960	64,1	30,5	5,4	48,1	51,9
Homo sapiens	11,43	1 100 998	34 000	от 900 до 4100	74,0	20,0	6,0	82,0	18,0

Таблица 68

Распределение волокон пирамидного пучка по сегментам, в %

(Вейль и Лассек, 1929)

К гл. IV, § 2

Сегменты	Средние по паратам 10 взрослых людей	Средние у плода до миелинизации (по Флексигу)	Средние по паратам 10 взрослых людей	Новорожденный ребенок (по Флексигу)	Плод 48 см (по Флексигу)	Средние по паратам 10 взрослых людей	По Лассеку		
							кошка	морская свинка	мышь
C _I	—	—	—	—	—	100	100	100	100
C _{II}	—	—	100	100	100	—	—	—	—
C _{III}	100	100	—	—	—	—	—	—	—

Продолжение табл. 68

Сегменты	Средние по паратам 10 взрослых людей	Средние у плода до миелинизации (по Флексигу)	Средние по паратам 10 взрослых людей	Новорожденный ребенок (по Флексигу)	Плод 48 см (по Флексигу)	Средние по паратам 10 взрослых людей	По Лассеку		
							кошка	морская свинка	мышь
$C_{IV} - VII$	81	87	—	—	—	—	—	—	—
C_V	—	—	79	84	87	—	—	—	—
C_{VII}	—	—	—	—	—	63	60	36	54
C_{VIII}	—	—	64	72	66	—	—	—	—
T_{III}	55	62	51	52	52	—	—	—	—
T_{VI}	46	53	41	45	42	39	42	30	34
T_X	—	—	34	40	40	—	—	—	—
T_{XII}	35	39	—	—	—	—	—	—	—
L_{II}	—	—	—	—	—	27	33	29	32
L_{IV}	20	24	20	—	23	—	—	—	—

Таблица 69

Соотношение между количеством волокон пирамидного пути и количеством мышц (Лассек, Дауд и Вейль, 1930)

К гл. IV, § 2

Сегменты		Вес мышц (в г) на одной половине тела		Волокна пирамидного пучка				Количество воло- кон пирамидного пучка на 1 г мыш- цы в различных сегментах	
				■ %		в тыс.			
собака	человек	собака	человек	собака	чело- век	собака	чело- век	собака	человек
$C_I - C_{IV}$	$C_I - C_{IV}$	307	794	32	25	32	75	104	95
$C_V - T_{II}$	$C_V - T_{II}$	1105	3 441	26	27	26	81	24	24
$T_{III} - T_{XIII}$	$T_{III} - T_{XI}$	814	825	17	17	17	51	21	62
$L_I - L_{VI}$	$T_{XII} - L_{IV}$	775	3 526	25	31	25	93	22	13
$L_{VII} - S_{III}$	$L_V - S_{IV}$	370	3 577						
Всего.....		3371	12 163	100	100	100	300	—	—

Таблица 70

Длина и форма клеток ядра подъязычного нерва (В. Н. Ларина, 1960)
К гл. V, § 1

Длина клетки (в мк)	Процентное содержание		Форма клеток	Процентное содержание	
	человек	собака		человек	собака
20	0,5	0,13	Мультиполярная	59,3	82,0
21—30	30,6	42,4	Удлиненные мультиполяр- ные	22,4	9,9
31—40	50,6	46,2	Веретенообразные	2,5	Нет
41—50	13,5	9,1	Округлые	8,1	1,7
51—70	4,8	2,1	Неопределенные	14,1	Нет
Итого	100,0	100,0		100,0	100,0

Таблица 71

Количество мультиполярных клеток в стволе блуждающего нерва
у человека (Гоффман и Кунтц, 1957)

К гл. V, § 2

Наблюдения	Правый блуждающий нерв	Левый блуждающий нерв	Наблюдения	Правый блуждающий нерв	Левый блуждающий нерв
1	1875	1177	3	789	168
2	166	8	4 (плод)	165	170

Таблица 72

Относительное количество клеток
различной формы п. *ambiguus* человека
и собаки (К. О. Карапетян, 1961)

К гл. V, § 2

Форма клетки	Процентное содержание	
	человек	собака
Мультиполярная	62	53—55
Веретенообразная	13—15	17—22
Округлая	24—25	25—28

Таблица 73

**Количество волокон в блуждающем нерве и клеток в g. nodosum
у кошки (Фоли и Дюбуа, 1937а)**
К гл. V, § 2

Кошка	Операция	После-операционный период	Волокна и клетки	Прав.	Лев.	Разница между прав. и лев.
101	Нет	—	Всего волокон	35 380	36 706	1 326
			Мякотных волокон	9 464	9 153	311
			Безмякотных волокон	25 916	27 553	1 637
			Клеток в g. nodosum	22 486	23 183	697
105	»	—	Всего волокон	35 057	35 979	922
			Мякотных волокон	8 023	8 809	786
			Безмякотных волокон	27 034	27 170	136
			Клеток в g. nodosum	27 659	26 681	—
39	Перерезка правых корешков X — XI	20 дней	Всего волокон	19 223	27 102	7 879
			Мякотных волокон	3 846	8 824	4 978
			Безмякотных волокон	15 377	18 278	2 901
			Клеток в g. nodosum	27 564	28 417	853
49	Перерезка правых корешков X — XI	21 день	Всего волокон	19 082	29 198	10 116
			Мякотных волокон	2 764	7 736	4 972
			Безмякотных волокон	16 312	21 462	5 144
			Клеток в g. nodosum	27 684	29 411	1 727
85	Перерезка правых корешков X — XI	28 дней	Всего волокон	31 387	39 166	7 779
			Мякотных волокон	3 056	8 542	5 486
			Безмякотных волокон	28 331	30 624	2 293
			Клеток в g. nodosum	27 934	28 855	921
89	Перерезка правых корешков X — XI	27 дней	Всего волокон	26 164	36 298	10 134
			Мякотных волокон	3 594	8 456	4 862
			Безмякотных волокон	22 570	27 842	5 277
			Клеток в g. nodosum	24 443	22 134	2 309
91	Перерезка правых корешков X — XI	22 дня	Всего волокон	26 280	33 554	7 274
			Мякотных волокон	3 632	7 865	4 233
			Безмякотных волокон	22 648	25 689	3 041
			Клеток в g. nodosum	22 473	24 816	2 346

Количество волокон в блуждающем нерве и соотношение между количеством волокон в узле и в g. nodosum

Кошка	Волокна трак-симметрично от g. nodosum
37, слева	33 900
37, справа	30 100
62, слева	26 400
62, справа	28 700
1, слева	28 300
1, справа	26 700
а, слева	27 500
а, справа	—
62, справа	32 600
3, справа	25 900
2, справа	—
61, справа	—
80, слева	—
Среднее	28 900

П — количество волокон в блуждающем нерве дистально от g. nodosum.

Количество ганглиозных у кошки

Кошка	Правый блуждающий нерв	Левый блуждающий нерв
1	644	—
2	419	—

Таблица 74

Количество волокон в блуждающем нерве и клеток в g. nodosum у кошки и соотношение между количеством волокон проксимально от узла, клеток в узле и волокон дистально от узла (Джонс, 1937)

К гл. V, § 2

Кошка	Волокна проксимально от g. nodosum	Ганглиозные клетки	Волокна дистально от g. nodosum	Соотношение
				П : К : Д
57, слева	33 900	—	35 300	96 : — : 100
57, справа	30 100	—	37 100	78,4 : — : 100
62, слева	26 400	27 800	33 600	80,0 : 82,7 : 100
62, справа	28 700	—	28 800	99,6 : — : 100
1, слева	28 300	27 500	34 700	81,5 : 79,3 : 100
1, справа	26 700	25 800	30 700	87,0 : 84,0 : 100
а, слева	27 500	34 100	36 100	76,2 : 94,4 : 100
а, справа	—	36 200	42 000	— : 84,3 : 100
82, справа	32 600	28 200	32 600	100 : 86,3 : 100
3, справа	25 900	27 200	34 200	75,7 : 80,0 : 100
2, справа	—	31 300	39 000	— : 80,0 : 100
61, справа	—	29 200	30 100	— : 97,0 : 100
80, слева	—	28 900	31 900	— : 90,6 : 100
Средние	28 900	29 600	34 300	85,6 : 85,8 : 100

П — количество волокон проксимально от g. nodosum; Д — количество волокон дистально от g. nodosum, принятое за 100; К — количество клеток в g. nodosum.

Таблица 75

Количество ганглиозных клеток в стволе блуждающего нерва у кошки (Гофман и Кунтц, 1957)

К гл. V, § 2

Кошка	Правый блуждающий нерв	Левый блуждающий нерв	Кошка	Правый блуждающий нерв	Левый блуждающий нерв
1	644	670	3	221	6978
2	419	196	4	0	20

Таблица 76

Общее количество волокон (мякотных и безмякотных) в шейном отделе блуждающего нерва у кролика (Эванс и Муррей, 1954)

К гл. V, § 2

Нормальные животные				Оперированные животные			
левый		правый		ваготомия над g. nodosum		внутричерепная ваготомия	
				левый		правый	
№ кролика	число волокон	№ кролика	число волокон	№ кролика	число волокон	№ кролика	число волокон
1	26 529	4	23 385	7	17 761	9	18 578
2	24 328	5	20 486	8	17 539	10	18 683
3	23 354	6	20 712				

Таблица 77

Количество мякотных волокон различного диаметра в шейном отделе блуждающего нерва у кроликов в норме и после ваготомии (Эванс и Муррей, 1954)

К гл. V, § 2

Группы животных	Количество волокон диаметром			Всего волокон
	0—4 мк	4—10 мк	10—14 мк	
Нормальные	1369	1408	136	2913
После ваготомии над g. nodosum	784	1218	18	2020
После ваготомии в полости черепа	671	1432	45	2148

Таблица 78

Количество аксонов в стволе блуждающего нерва у входа в брюшную полость у нормальных и оперированных кроликов (Эванс и Муррей, 1954)

К гл. V, § 2

Группы животных	Кролик	Количество волокон в левом блуждающем нерве
Контрольные	28	22 890
	29	24 074
	22	30 654
	30	29 297
	20	26 571
	31	23 574
После левосторонней ваготомии ниже g. nodosum	34	13 138
	35	16 096

Продолжение табл. 78

Животные	Кролик	Количество волокон в левом блуждающем нерве
После правосторонней ваготомии ниже g. nodosum	36	15 197
	21	14 356
	37	14 243
	38	14 353
После шейной ваготомии ниже g. nodosum и верхней торакальной ваготомии справа	39	1 372
	40	1 721
	41	569
После шейной ваготомии над g. nodosum слева и верхней торакальной ваготомии справа	32	15 848
	24	10 731
После ваготомии выше g. nodosum слева	25	27 023
	33	28 632
После ваготомии внутри полости черепа слева	26	26 116
	27	27 488

Таблица 79

Объем ядер нерва улитки у грызунов
(Танигути, 1959)

К гл. V, § 3

Животное	Объем (в мм ³)	Отношение объема вентрального ядра к дорсальному
Кролик	9,1	1,4
Морская свинка	5,1	1,5
Белка	3,5	—
Крыса	1,9	2,0
Хомяк	0,6	1,7
Мышь	0,3	1,7

Таблица 80

Длина вестибулярных ядер у человека (в мм)

К гл. V, § 4

Ядра	По Ольшевскому и Бакстер (1954)	По В. С. Пономареву (1958)
Медиальное	9	От 5,0 до 8,3, в среднем 6,6
Латеральное	4	» 2,9 » 5,8 » » 4
Верхнее	4	» 3,4 » 5,4 » » 4,4
Нисходящее	5	» 2,0 » 3,8 » » 2,8

Таблица 81

**Количественные соотношения между различными формами
крупных клеток, длиной более 30 мк, в %**
(В. С. Пономарев, 1958)

К гл. V, § 4

Ядра	Мультиполяр- ные	Округлые	Веретено- образные	Прочие
Медиальное	22,1	31,1	39,6	7,2
Латеральное	32,8	31,9	29,0	6,3
Верхнее	21,5	27,6	46,0	4,9
Нисходящее	29,5	27,5	37,6	5,4

Табл. 82 см. на стр. 321.

Таблица 83

Распределение чувствительных волокон в п. intermedius
(Фоли, 1960)

К гл. V, § 5

№ кошки	Всего волокон		Количество волокон в nervus petro- sus superfi- alis major	Количество волокон в chorda tym- pani	Количество волокон, на- правляющихся в голову
	проксимально от g. geniculi	дистально от g. geniculi			
2	1951	2605	1033	1187	385
5	1765	2118	491	1219	408
126	2263	2266	795	1019	452
161	1965	2276	608	1113	555
162	1688	1779	366	792	621
163	2076	2271	578	957	736
164	1703	1719	369	1078	271
В среднем	1916	2148	606	1052	490

Лицевой нерв у человека, собаки и кошки (Бусе, 1945)

К гл. V, § 5

Кошка	количество наблюдений	средняя	колебание
Собака	количество наблюдений	средняя	колебание
Человек	количество наблюдений	средняя	колебание

Лицевой нерв у человека, собаки и кошки (Бускирк. 1945)
К гл. V, § 5

	Человек			Собака			Кошка		
	количество наблюдений	колебание	средняя	количество наблюдений	колебание	средняя	количество наблюдений	колебание	средняя
<i>А. Клетки</i>									
Ядро VII	56	4 500—9 460	6 811	20	6800—11 510	8 613	26	4610—9790	7 734
Добавочное ядро VII	53	20—330	137						
Ганглий, ganglion geniculi . . .	12	1 462—3 682	2 139	41	1404— 2 740	1 933	19	1284—2118	1 776
<i>Б. Волокна</i>									
Двигательные	28	4 112—10 200	6 999	—	—	—	—	—	—
Nervus intermedius	3	1 920— 2 468	2 116	7	772— 4 276	1 923	1	—	2 096
VII нерв, проксимальн.	12	10 190—13 400	11 624	32	7472—17 401	10 896	14	5644—13 070	9 608
VII нерв, дистальн.	12	11 668—14 670	12 969	28	7768—19 760	12 562	15	5588—13 110	10 542
Nervus petrosus superf. major	12	862— 1 687	1 173	39	654— 2 680		13	1257— 2 268	1 258
Chorda tympani	—	—	—	25	1224— 2 680	1 996	14	1032— 1 356	1 293

Продолжение табл. 82

	Человек		Собака		Кошка	
	Мякотные (в %)	Безмякотные (в %)	Мякотные (в %)	Безмякотные (в %)	Мякотные (в %)	Безмякотные (в %)
<i>Соотношение волокон проксимально от g. geniculi</i>						
Проксимально от ганглия	76	24	75	25	77	23
Дистально от ганглия	83	17	80	20	84	16
N. petrosus superficial. major	68	32	82	18	78	22
Chorda tympani	—	—	85	15	80	20
<i>Компоненты VII нерва</i>						
Двигательные	%		%		%	
Общие висцерально-эффектор- ные	58		75		80	
Чувствительные	24		7		2	
	18		18		18	
Средняя длина ядра	Количество наблюдений	Длина (в мм)	Количество наблюдений	Длина (в мм)	Количество наблюдений	Длина (в мм)
	32	3,5	10	2,9	13	2,2

Таблица 84

Соотношение между волокнами различного диаметра в нервах, иннервирующих мышцы глазных яблок
у человека, кошки, собаки, овцы и коровы, в %

К гл. V, § 6, 8 и 9

Автор	Вид	Нерв	Диаметр волокон (в мк)															
			1-1	2-2	3-3	4-4	5-5	6-6	7-7	8-8	9-9	10-10	11-11	12-12	13-13	14-14	15-15	16-16

Соотношение между волокнами различного диаметра в нервах, иннервирующих мышцы глазных яблок
у человека, кошки, собаки, овцы и коровы, в %

К гл. V, § 6, 8 и 9

К гл. V, § 6, 8 и 9

Автор	Вид	Нерв	Диаметр волокон (в мк)																	
			0-1	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	10-11	11-12	12-13	13-14	14-15	15-16	16-17	17
Бьоркман и Вольфорт, 1936	Человек	III	—	0,4	4,3	6,3	10,8	10,9	8,6	6,6	11,7	16,2	13,3	7,1	2,2	1,0	0,4	—	—	—
Они же	»	IV	—	2,6	10,2	14,2	12,3	10,0	11,2	12,3	12,6	8,6	4,7	1,0	0,2	—	—	0,1	—	—
» »	»	VI	—	1,0	5,9	6,5	8,7	5,3	6,1	9,0	16,4	17,8	14,6	5,3	2,2	0,9	0,1	—	—	—
» »	Кошка	VI	—	5,9	13,6	8,8	15,2	18,1	17,3	8,6	7,1	4,5	1,0	0,1	0,1	—	—	—	—	—
» »	Собака	VI	—	6,5	8,1	9,1	5,9	11,8	9,1	15,4	18,0	10,7	3,2	1,6	0,8	—	—	—	—	—
» »	Овца	VI	—	10,3	24,2	10,3	14,2	20,3	13,5	4,3	2,2	0,5	0,2	—	—	—	—	—	—	—
» »	Корова	VI	—	0,4	3,7	4,1	7,1	5,8	7,1	6,3	5,0	4,8	6,5	8,9	10,0	6,3	9,7	5,0	4,8	4,4
Свенссон, 1949	Человек	IV у мышцы	1	1	7	14	14	5	8	15,5	17,5	9	5	2	2	—	—	—	—	—
Он же	Человек	IV у мозгового ствола	1	1	3	9	20	12	16,5	13	17,5	3	2	2	—	—	—	—	—	—
» »	Человек новорожденный	IV у мышцы	2	13	20	14	34	14	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
» »	Человек новорожденный	IV у мозгового ствола	4	12,5	18,5	18,5	34,5	12,5	2	0,5	0,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
» »	Человек	VI у мышцы	1	1	6	8	14	13	14	19	13	5	4	1	1	—	—	—	—	—
» »	Человек	VI у мозгового ствола	—	—	4	6	10	10	12	16	25	11	5	1	—	—	—	—	—	—
» »	Человек новорожденный	VI у мышцы	3	7	18	14	36	18	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
» »	Человек новорожденный	VI у мозгового ствола	0,5	5,5	16	29	45	5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

III — глазодвигательный нерв; IV — блоковый нерв; VI — отводящий нерв.

Таблица 85

Количество нейронов в двигательном и верхнем чувствительном ядре тройничного нерва у человека (М. К. Малоходжаев, 1964)

К гл. V, § 7

Пол и возраст (годы)	Двигательное ядро		Верхнее чувствительное ядро	
	левое	правое	левое	правое
♂ 26	6 280	5 020	—	—
♂ 27	7 026	6 800	38 740	38 480
♂ 28	5 540	6 220	35 960	23 240
♂ 29	5 940	4 120	—	—
♂ 31	11 820	10 450	53 260	65 250
♂ 31,5	5 600	6 420	—	—
♂ 32	5 600	5 100	—	—
♂ 44	5 400	5 320	—	25 750
♂ 61	5 530	4 810	25 400	22 470
♀ 82	5 560	5 820	20 940	26 320

Таблица 86

Густота расположения нейронов и глиальных клеток в двигательном и верхнем чувствительном ядрах тройничного нерва у человека. Количество клеток $\times 0,01 \text{ мм}^3$

(М. К. Малоходжаев, 1963)

К гл. V, § 7

Пол и возраст	Двигательное ядро				Верхнее чувствительное ядро			
	нейроны		глиальные клетки		нейроны		глиальные клетки	
	левое	правое	левое	правое	левое	правое	левое	правое
♂ 16	—	—	—	—	—	62,8	—	718,6
♂ 26	16,6	21,3	859,8	850,9	141,8	133,7	813,8	766,2
♂ 27	16,0	15,1	831,9	730,5	117,1	132,0	993,5	1036,8
♂ 28	19,5	21,9	786,4	927,8	119,5	127,8	992,3	926,3
♂ 29	17,1	17,1	661,5	781,0	—	—	—	—
♂ 31	13,0	16,5	695,2	763,7	169,0	175,4	825,3	876,1
♂ 31,5	20,1	20,8	738,5	803,6	—	138,5	—	824,7
♂ 32	17,8	17,8	968,6	800,6	—	69,2	—	619,0
♂ 44	16,5	15,4	828,9	751,9	90,0	93,1	935,2	781,4
♂ 61	16,6	17,8	926,6	970,4	75,5	74,8	1042,6	1060,3
♀ 82	19,0	19,0	862,1	876,3	106,5	126,6	1065,0	1198,2

Таблица 87

Комплекс ядер тройничного нерва. Процентное содержание клеток, обладающих ядрами различного размера (Луди, 1951)

К гл. V, § 7

Название ядра	Объем внутриклеточного ядра (в $\mu\text{м}^3$)													
	< 347	347	413	491	584	694	826	982	1168	1389	1652	1956	2336	Всего
Двигательное ядро	0	0	0	0	0	5	13	16	9	17	21	13	6	100
Главное чувствительное ядро	8	12	17	20	22	10	4	4	2	1	0	0	0	100
Спинальное ядро . . .	3	3	11	13	17	17	15	9	10	2	0	0	0	100
Ядро мезенцефалического корешка	0	0	1	2	9	25	32	18	11	1	1	0	0	100

Таблица 88

Количество безмякотных и мякотных волокон различного диаметра в нисходящем корешке тройничного нерва у кошки

(приближенные цифры по Жерару, 1920)

К гл. V, § 7

Уровень	Безмякотные волокна	Мякотные волокна диаметром		
		< 3,7 $\mu\text{м}$	от 3,7 до 4,8 $\mu\text{м}$	от 5,3 до 8 $\mu\text{м}$
Верхняя олива	500	1150	1100	900
Верхний полюс нижней оливы	450	1100	850	700
Нижний отдел нижней оливы	400	450	700	650
Перекрест пирамид	400	500	400	300
Уровень I шейного сегмента	500	150	200	Нет

Таблица 89

Размеры клеток гассерова узла у крыс одинакового возраста, но разного веса тела

(Ниттоно, 1920)

К гл. V, § 7

Средний вес (в г)	Вычисленный диаметр клетки, в $\mu\text{м}$ (в среднем)	Вычисленный диаметр ядра, в $\mu\text{м}$ (в среднем)
99,6	43,6	15,8
81,2	42,2	15,4
Отношение: 1 : 0,82	1 : 0,99	1 : 0,97

Вычисленный диаметр по Ниттоно равен корню квадратному из произведения величины длинного диаметра на величину короткого диаметра.

Таблица 90

Клетки гассерова узла и VII шейного межпозвоночного узла у крысы (Ниттоно, 1920)

К гл. V, § 7

Формация	Вес тела (в г)	Вычисленный диаметр клетки (в мк)	Вычисленный диаметр ядра (в мк)
Гассеров узел . . .	263	48,4	16,8
VII шейный » . . .	264	38,0	18,0

Таблица 91

Количество клеток в мезенцефалическом ядре тройничного нерва у человека и животных

К гл. V, § 7

Вид	Количество особей	Количество клеток ■ одном ядре	Исследователь
Взрослый человек	1	5735	Вейнберг (1928)
Ребенок 5 месяцев	1	716 крупных и 25 мелких, всего 741	Фалькенбург (1909)
Мартышка	1	2744	Косака (1912)
»	1	2869	Вейнберг (1928)
Собака	7	От 1116 до 2427	Косака (1912)
»	5	» 2257 » 2896	Шейнин (1930)
Кошка	1	541 крупных и 152 мелких, всего 693 клетки	Фалькенбург (1909)
»	1	3007	Вейнберг (1928)
Крыса	1	2882	Он же
Кролик	1	512	Фалькенбург (1909)
»	6	От 1501 до 1655	Виллемс (1911)
Морская свинка . . .	1	1004	Фалькенбург (1909)
Крот		325	Гайди (1957)
Лягушка		434	Вейнберг (1928)
Черепаша		537	Он же

Таблица 92

Комплекс ядер черепномозговых нервов, иннервирующих глазные мышцы. Процентное содержание клеток, обладающих ядрами различного размера (Луди, 1951)

К гл. V, § 6, 8 и 9

Название ядра	Объем ядра (в мк ³)										Всего
	413	491	584	614	826	982	1168	1389	1652	1965	
Главное ядро глазодви- гательного нерва . . .	0	0	8	21	30	22	13	6	0	0	100
Ядро Perlia	0	0	8	22	32	28	7	3	0	0	100

Продолжение табл. 92

Название ядра	Объем ядра (в мк^3)										
	113	491	581	694	826	982	1168	1389	1652	1965	Всего
Ядро Якубовича — Вестфаль-Эдингера	0	3	4	21	31	21	14	4	1	1	100
Ядро отводящего нерва			3	8	22	19	21	18	5	4	100
Ядро блокового нерва	0	1	4	20	32	24	16	3	0	0	100

Таблица 93

Количество волокон в глазодвигательном нерве у белой крысы

(Бафтов, 1909)

К гл. V, § 7

Вес тела (в г) и пол	Количество мягкотных волокон			Вес тела (в г) и пол	Количество мягкотных волокон		
	толстые	тонкие	всего		толстые	тонкие	всего
11 м	764	Нет	764	192 м	932	316	1248
14 »	880	38	918	213 »	925	383	1308
44 »	885	220	1105	218 »	926	471	1397
51 ж	926	227	1153	278 »	901	566	1467
80 »	887	290	1177	318 »	930	379	1309
109 »	888	329	1217	414 »	928	408	1336
172 м	882	465	1347				

Таблица 94

Соотношение между количеством мышечных волокон в глазодвигательных и других мышцах и количеством нервных волокон ■ иннервирующих их нервах у человека (Борс, 1926)

К гл. V, § 9

	Количество волокон		Соотношение нервные : мышечные
	нервные	мышечные	
Levator palpebrae	604	7 023	1 : 11,5
Rectus superior	3936	16 862	1 : 4,3
» inferior	3313	20 889	1 : 6,3
» lateralis	4698	27 214	1 : 5,8
» medialis	4552	21 950	1 : 4,8
Obliquus superior	1782	9 254	1 : 5,2
» inferior	1358	9 470	1 : 6,97
Semitendinosus	1382	65 710	1 : 47,5

Таблица 95

Количество нервных волокон в зрительном нерве
у человека (Браш и Ари, 1942)

К гл. V, § 10

Возраст	Пол	Число волокон
66	М	1 140 000
64	»	1 070 000
63	Ж	1 020 000
70	»	900 000
68	»	1 020 000
61	»	915 000
71	»	871 000
47	»	1 200 000
51	М	1 020 000
67	»	937 000
В среднем		1 010 000 \pm 84 000

Таблица 96

Количество волокон в зрительном нерве у приматов,
хищных, копытных, грызунов и земноводных

(Браш и Ари, 1942)

К гл. V, § 10

Вид	Количество волокон	Количество безмякотных волокон (в %)
Макак	1 210 000	Нет
Кошка	119 000	»
Собака	154 000	»
	(колебание от 149 320 до 192 160)	
Опоссум	82 100	33
Свинья	681 000	Нет
Овца	649 000	»
Летучая мышь	6 940	44
Кролик	265 000	Нет
Белая крыса	74 800	21
Серая »	80 100	Нет
Морская свинка	126 000	»
Утконос	32 000	»
Голубь	988 000	3
Утка	408 000	Нет
Курица	414 000	»
Канарейка	428 000	»

Таблица 97

Количество волокон в зрительном нерве у водных млекопитающих, земноводных, пресмыкающихся и рыб (Пюттер, 1903)

К гл. V, § 10

Виды животных	Количество волокон	Примечания
<i>Водные млекопитающие</i>		
Морской слон, <i>Macrohinus bonus</i>	767 000	
Тюлень, <i>Phoca barbata</i>	174 000	
» <i>Phoca vitulina</i>	147 000	
Морж, <i>Odobenus rosmarus</i>	111 000	
Кит (120 м) <i>Balaenoptera physalus</i>	157 000	
Белуха, <i>Delphinopterus leucas</i>	137 000	
<i>Земноводные</i>		
Хвостатая амфибия, <i>Necturus maculosus</i>	362	Безмякотных 100% (Браш и Ари)
Хвостатая амфибия, <i>Necturus maculosus</i>	360	(Ари и Гоур)
Хвостатая амфибия, <i>Necturus maculosus</i>	1982 аксона в бульбарной части и 962 у хиазмы (Пальмер—Palmer, 1912)	
Амблистома, <i>Amblystoma tigrinum</i>	2 004	Безмякотных 41% (Браш и Ари)
» » »	10 000	Безмякотных 75% (Геррик — Herrick, 1941)
Хвостатая амфибия, <i>Cytobranhus japonicus</i>	450	(Лаубер — Lauber, 1902)
<i>Пресмыкающиеся</i>		
Черепаша, <i>Chrysemis picta</i>	От 85 300 до 128 900 (в среднем 105 000)	Безмякотных нет
Аллигатор, <i>Alligator mississippiensis</i>	105 000	
<i>Рыбы</i>		
Слепые рыбы, <i>Troglychtus rosea</i> , <i>Amblyopsis spelaus</i> , <i>Typhlochtus Eigenmanni</i>	Всего обнаружено около 12 тонких мякотных волокон (Чарльстон — Charlton, 1933)	
Слепая рыба Миксина, <i>Polystotrema stouti</i>	1579	Безмякотных 100% (Браш и Ари)

Продолжение табл. 97

Виды животных	Количество волокон	Примечание
Круглоротая, <i>Entosphenus lomitteni</i>	5 217	Безмякотных 100% (Браш и Ари)
Акуловая, <i>Squalus acanthias</i>	113 000	Безмякотных нет
» <i>Phinobatos productus</i>	74 600	» »
» <i>Dasyatis hastatus</i>	39 700	» »
Осетр, <i>Scaphirinchus platorinchus</i>	13 500	» »
Костный ганоид, <i>Amia calva</i>	114 000	» »
Морской угорь, <i>Conger vulgaris</i> . . .	10 000	(Эдриан и Мэтьюз, 1927)
<i>Ameiurus nebulosus</i>	10 000	(Геррик, 1941)

Таблица 98

Ганглиозные клетки сетчатки и волокна зрительного нерва
у собак различной величины тела (Ари и Гоур, 1942)

К гл. V, § 10

Порода	Вес тела (в кг)	Площадь сет- чатки у двор- няжки при- нята за 100	Количество ганглиозных клеток	Количество волокон	Отношение числа клеток к числу воло- кон
Сен-Бернар	37	170	192 160	164 920	117 : 100
Полицейская	30	153	174 580	155 930	112 : 100
Бульдог	12	147	149 320	156 330	96 : 100
Беспородная	2,5	100	153 170	152 360	101 : 100

Таблица 99

Соотношение между количеством перекрестных и неперекрестных
волокон в зрительном нерве у ряда млекопитающих
(Рогальский, 1946, Гесс, 1958, Чанг и Ченг, 1961)

К гл. V, § 10

Автор	Вид животного	Отношение количества перекрестных к числу неперекрестных волокон
Нихтерлейн и Голдби (1944)	Овца	9 : 1
Декслер (1897)	Лошадь	8 : 1
Рогальский и Римашевский (1945)	Собака	4,5 : 1
Бодиан (1937)	Опоссум	4 : 1
Гесс (1958)	Морская свинка	3 : 1
Чанг и Ченг (1961)	Кошка	3 : 1
Джефферсон (1940)	Хорек	3 : 1
Санта (1942)	Человек	3 : 2
Кларк (1942)	Макак	3 : 2
Кахал (1899)	Человек	2 : 1
Рогальский (1946)	Человек	2 : 1
Кларк (1943)	Человек	1 : 1

Таблица 100

Атрофия волокон в обонятельном
нерве у людей в зависимости от
возраста (Смит, 1942)

К гл. V, § 11

Возраст	Количество атрофирован- ных волокон (в %)
0—15 лет	8
16—30 »	20
31—45 »	33
46—60 »	57
61—75 »	68
76—91 »	73

Таблица 101

Диаметр обонятельной луковицы
(в % от диаметра полушария
большого мозга у птиц)

(Кобб, 1960)

К гл. V, § 11

Вид	%
Ворона	5
Сойка	5
Попугай	6
Гагара	20
Лебедь	21
Буревестник	29
Альбатрос	29
Киви	33

Таблица 102

Средний вес мозга человека по данным разных
авторов, в г (Фирордт, 1906; С. П. Чернышев, 1911;
А. А. Юргутис, 1957; М. Мильман, 1957)

К гл. VI, § 1

Автор	Мужчины	Женщины
Бишоф (1880)	1362	1219
Хандманн (1906)	1355	1223
Мейнерт (1871)	1296	1170
Гильченко (1899)	1376	1216
Маршан (1902)	1400	1225
И. Бухштаб (1884)	1445	1320
Фирордт (1906)	1428	1230
С. П. Чернышев (1911)	1368	1227
Руссле (1932)	1405	—
В. В. Бунак (1941)	1400	1270
Оберштег (1952)	1422	1304
Спэн (1955)	1422	1307
А. А. Юргутис (1957)	1438	1263

Таблица 103

Средний вес головного мозга у представителей монголоидной
и европеоидной групп (Я. Я. Рогинский, 1955)

К гл. VI, § 1

Автор	Группа	Возраст (в годах)	Число наблюдений	Вес головного мозга (в г)
Аmano-Хаяси	Японцы	Старше 15 лет	1074	1374,6
		16—20	150	1370,5
Николаев	Русские и украинцы	21—30	549	1390,7
	То же	31—40	443	1380,5
	» »	41—50	313	1366,2
	» »	—	35	1508
Бушмакин	Буряты	—	—	—

Таблица 104

Коэффициент корреляции между
весом мозга и длиной тела у чело-
века (Бонин, 1934)

К гл. VI, § 1

Группа	Коэффициент корреля- ции и его ошибка
Англичане	0,289 \pm 0,057
Шведы	0,183 \pm 0,080
Швейцарцы	0,182 \pm 0,030

Таблица 105

Вес головного мозга и его вариабильность у взрослого человека
(Пирл, 1905)

К гл. VI, § 1

Группа	Средний вес мозга (в г)		Коэффициент вариации (в %)	
	мужчины	женщины	мужчины	женщины
Баварцы	—	—	8,18	8,34
Богемцы	1362,2	1220,4	7,81	8,04
Шведы	—	—	7,59	7,38
Швейцарцы	1388,9	1265,1	8,10	8,13
Англичане	—	—	9,20	9,72

Таблица 106

Коэффициенты корреляции веса мозга с различными параметрами
и факторами (Пирл, 1905)

К гл. VI, § 1

Коэффициент корреляции	Шведы		Швейцарцы		Богемцы		Баварцы	
	мужчины	женщины	мужчины	женщины	мужчины	женщины	мужчины	женщины
Вес мозга и длина тела	0,183	0,349	0,182	0,183	—	—	0,166	0,224
Вес мозга и длина черепы	—	—	—	—	0,548	0,360	—	—
Вес мозга и ши- рина черепа	—	—	—	—	0,466	0,504	—	—
Вес мозга и вес тела	—	—	—	—	—	—	0,167	0,226
Вес мозга и воз- раст	-0,249	-0,233	-0,167	-0,360	-0,205	-0,256	-0,123	-0,241

Таблица 107

Вес мозга и телосложение
у человека (М. Мильман, 1957)

К гл. VI, § 1

Тип конституции	Вес мозга (в г) мужчины	Вес мозга (в г) женщины
Лептосомный . . .	1384	1263
Атлетический . . .	1391	1257
Пикнический . . .	1394	1266

Таблица 108

Связь веса мозга с весом
и длиной тела (А. В. Леонтович,
1939)

К гл. VI, § 1

Коэффициент корреляции	Мужчины	Женщины
С длиной тела	0,24	0,10
С весом »	0,31	0,09

Таблица 109

Линейные размеры и индексы головного мозга человека
(мужчины) (А. А. Юргутис, 1957)

К гл. VI, § 1

Параметры	Возраст от 21 до 30 лет				
	ширина (в мм)	длина (в мм)	высота (в мм)	И ¹ (в %)	И ² (в %)
Средний размер	139,95	167,29	93,2	83,8	55,8
Минимум	118	141	73	70,7	48,0
Максимум	163	183	104	101,3	62,4
Разница	45	42	31	—	—

Продолжение табл. 109

Параметры	Возраст от 60 до 100 лет				
	ширина (в мм)	длина (в мм)	высота (в мм)	И ¹ (в %)	И ² (в %)
Средний размер	136,7	166,0	89,5	82,3	54,0
Минимум	121	154	80	70,4	47,7
Максимум	156	177	100	91,4	61,8
Разница	35	23	20	—	—

$$И^1 = \frac{\text{Ширина мозга}}{\text{Длина мозга}} \cdot 100; \quad И^2 = \frac{\text{Высота мозга}}{\text{Длина мозга}} \cdot 100.$$

Таблица 110

Вес головного мозга, длина и вес тела человека до рождения
(И. Бухштаб, 1884)

К гл. VI, § 2

Возраст (лунные месяцы)	Длина тела (в см)	Вес тела (в г)	Вес мозга (в г)
<i>Мальчики</i>			
5	26,5	373	62,5
6	31,0	525	94,0
6	30,5	543	82,0
8	40,5	1672	277,0
Новорожденные	49,0	2996	392,0
<i>Девочки</i>			
4	21,0	302	49,5
6	29,5	497	73,0
7	36,0	1105	137,5
8	40,0	1537	263,0
Новорожденные	43,0	2405	329,5
»	44,5	2462	324,0

Таблица 111

Вес мозга и вес тела человека после рождения (М. Мильман, 1927)

К гл. VI, § 2

Возраст	Мальчики			Девочки		
	вес тела (в г)	вес мозга		вес тела (в г)	вес мозга	
		абс. ч.	% к весу тела		абс. ч.	% к весу тела
Новорожденные	3 100	380	12,29	3 000	384,2	12,81
1 год	9 000	944,70	10,50	7 780	872,0	11,21
2 года	11 000	1025,0	9,32	9 740	960,8	9,86
3 »	12 500	1108,10	8,86	11 880	1040,20	8,76
4 »	14 000	1330,1	9,50	13 300	1138,7	8,56
5 лет	15 900	1263,0	7,94	14 700	1220,9	8,30
6 »	17 800	1359,1	7,63	16 000	1264,5	7,90
7 »	19 700	1348,4	6,84	17 100	1295,8	7,58
10 »	25 200	1408,3	6,06	22 100	1284,2	5,81
14 »	37 100	1289,0	3,47	34 800	1345	3,86
16 »	45 900	1435,1	3,16	41 700	1272,8	3,01
18 »	59 500	1444,5	2,43	51 000	1228,4	2,41

Вариабильность веса
«Биол.

Возраст	Число на- блюдений
0-2 дня	252
2-1 месяца	221
5-6 месяцев	60
11-12 »	30
1-2 года	194
2-3 »	104
3-4 »	71
4-5 лет	58
5-6 »	36
6-7 »	38
10-11 »	24
14-15 »	28
16-20 »	23

Т а б л и ц а 112

Вес головного мозга и тела плодов человека (Г. Я. Михайлец, 1952)

К гл. VI, § 2

Возраст (в лунных месяцах)	Вес мозга (в г)			Вес тела (в г)	Прирост (в %)		Вес мозга (в % от веса тела)
	минимум	максимум	средняя арифмети- ческая		мозг	тело	
2	2,5	2,8	2,6	6,0	—	—	43,3
3	4,0	16,8	12,0	31,0	416,7	361,5	38,7
4	14,5	54,0	29,0	121,0	290,3	141,7	23,9
5	29,5	83,4	50,8	320,0	164,4	75,1	15,9
6	63,0	130,0	87,4	650,0	103,1	72,1	13,4
7	88,0	187,0	138,0	1420,0	118,5	58,8	9,8
8	158,0	241,0	189,0	1660,0	16,9	37,6	11,5
9	125,0	337,0	247,0	2360,0	42,2	28,0	10,4
Ново- рожденные	239,0	506,0	378,2	3365,0	42,6	53,2	11,2

Т а б л и ц а 113

Вариабильность веса мозга на разных стадиях онтогенеза
«Биологические таблицы», 1941

К гл. VI, § 2

Возраст	Число на- блюдений	Вес мозга (M) (в г)	Сигма (в г)	Коэффициент вариации	Ошибка средней
0—2 дня	252	341,9	88,52	25,89	59,70
2—1 месяца	221	357,49	76,71	21,46	51,74
5—6 месяцев	60	617,70	87,97	14,26	59,33
11—12 »	30	848,80	139,76	16,47	94,27
1—2 года	194	938,04	128,86	13,74	86,91
2—3 »	104	1034,4	138,30	13,37	93,27
3—4 »	71	1134,1	154,76	13,65	104,38
4—5 лет	58	1216,5	146,44	12,04	98,77
5—6 »	36	1266,73	145,51	11,49	98,14
6—7 »	38	1269,92	135,19	10,65	91,18
10—11 »	24	1334,38	125,73	9,42	84,80
14—15 »	28	1343,54	97,76	7,27	65,87
16—20 »	23	1379,35	141,42	10,25	95,39

Таблица 114

Сопоставление объема и веса головного мозга и его больших полушарий в период до рождения (человек) (Данн — цит. по Зиве, 1931)

К гл. VI, § 2

Длина плода (в см)	Объем мозга (в см ³)	Вес мозга (в г)	Правое полушарие		Левое полушарие	
			см ³	г	см ³	г
0—5	0,3	0,3	—	—	—	—
5—10	1,2	1,3	—	—	—	—
10—15	5,4	5,6	2,6	2,8	2,6	2,9
15—20	11,9	12,6	6,0	6,2	6,0	6,2
20—25	30,8	29,9	14,8	15,1	14,2	14,6
25—30	45,8	47,8	21,7	22,4	21,8	22,5
30—35	76,5	82,9	38,2	39,2	39,2	40,8
35—40	132,0	143,6	64,1	66,0	65,8	66,8
40—45	191,2	196,2	92,2	94,0	94,6	97,5
45—50	299,1	313,6	138,0	142,0	139,0	145,2
50—55	364,9	376,1	170,0	174,0	166,0	171,8

Таблица 115

Рост объема, веса головного мозга и емкости черепа у человека после рождения («Биологические таблицы», 1941)

К гл. VI, § 2

Возраст	Объем мозга (в см ³)	Вес мозга (в г)	Емкость черепа (в см ³)
Новорожденные	330	350	350
3 месяца	500	526	600
6 месяцев	575	656	775
9 »	675	750	925
1 год	750	825	1000
2 года	900	1010	1100
3 »	960	1115	1225
4 »	1000	1180	1300
6 лет	1060	1250	1350
9 »	1100	1307	1400
12 »	1150	1338	1450
20 »	1200	1378	1500

Таблица 116

Вес головного мозга взрослого человека и его изменение
с возрастом (Бишофф, 1880)

К гл. VI, § 2

Мужчины			Женщины		
число случаев	возраст (в годах)	вес мозга (в г)	число случаев	возраст (в годах)	вес мозга (в г)
16	17—19	1340	19	15—19	1242
86	20—29	1396	93	20—29	1234
182	30—39	1365	96	30—39	1233
96	40—49	1366	44	40—49	1240
96	50—59	1375	39	50—59	1200
45	60—69	1323	92	60—69	1178
24	70—85	1279	18	70—82	1121

Таблица 117

Вес головного мозга человека в период от 12 до 90 лет
(С. П. Чернышев, 1911)

Мужчины			Женщины		
число случаев	возраст (в годах)	вес мозга (в г)	число случаев	возраст (в годах)	вес мозга (в г)
128	12—19	1375	25	12—19	1255
203	20—29	1383	98	20—29	1244
243	30—39	1378	118	30—39	1226
301	40—49	1371	124	40—49	1241
222	50—59	1341	128	50—59	1209
160	60—69	1325	107	60—69	1184
41	70—79	1308	59	70—79	1175
10	80—89	1281	8	80—89	1116
2	90	1270	2	90	1185

Таблица 118

Вес головного мозга человека и его вариабильность
в двух возрастных группах (А. А. Юргутис, 1957)

К гл. VI, § 2

	Мужчины		Женщины	
	17—40 лет	41—100 лет	21—30 лет	41—90 лет
Число наблюдений	105	91	65	28
Средняя арифметическая	1454,85	1422,91	1309,1	1218,0
Ошибка средней	10,7	14,9	—	—
Минимальный вес	1120	1120	1070	1030
Максимальный вес	1776	1750	1550	1030
Разница	656	630	480	480
Среднее квадратическое отклонение	110	133	—	—
Ошибка отклонения	7,6	9,9	—	—
Коэффициент вариации	7,58	9,3	—	—

Таблица 119

Вес головного мозга и его основных подразделений после рождения человека (в г и %) (Пфистер, «Биологические таблицы», 1941; Зиве, 1931)

К гл. VI, § 2

Возраст	Вес мозга		Левое полушарие		Правое полушарие		Мозжечок		Ствол	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%

Мальчики

9 дней	421	100	197	46,8	192	45,6	26	6,2	6	1,43
3 нед.	485	100	220	45,36	222	45,8	33,5	6,9	99	1,85
2 ¹ / ₂ мес.	610	100	270	44,2	268	43,9	59	9,68	13	2,15
6 мес.	785	100	—	—	—	—	70	8,92	13,5	1,72
12 »	1000	100	420	42,0	425	42,5	89	8,90	15	1,50
2 ¹ / ₂ года	1005	100	432	43,0	436	43,4	118	11,8	18,5	1,84
4 »	1168	100	500	42,8	505	42,8	140,5	1,2	22,5	1,92
7 лет	1282	100	—	—	—	—	138	10,1	77	—
12 »	1405	100	—	—	—	—	142	10,1	—	—
16 »	1430	100	—	—	—	—	152	10,3	—	—

Девочки

13 дней	355	100	164	46,2	165	46,5	19,5	5,5	6,5	1,8
3 нед.	492	100	226	45,9	224	45,3	33,5	6,8	8,5	1,7
2 ¹ / ₂ мес.	495	100	225	45,5	223	45,0	37	7,5	10	2,0
6 мес.	661	100	290	44,0	287	43,4	69	10,4	13	1,97
12 »	908	100	406	44,7	404	44,5	85	9,37	13	1,43
2 ¹ / ₂ года	1023	100	450	44,0	444	43,4	112,5	11,0	16,5	1,6
4 ¹ / ₂ »	1080	100	473	43,8	467	43,2	120	11,1	19,5	1,8
7 лет	1262	100	—	—	—	—	132	10,46	—	—
12 »	1370	100	—	—	—	—	150	10,95	—	—
16 »	1450	100	—	—	—	—	150	10,45	—	—

Таблица 120

Относительный вес полушарий, мозжечка и ствола (в г)
у американских детей («Биологические таблицы», 1941)

К гл. VI, § 2

Возраст	Вес полушария большого мозга	Вес мозжечка	Вес ствола
3 лун. мес.	88,6	3,1	8,3
6 » »	93,1	3,4	3,5
8 » »	93,5	4,1	2,4
Новорожденные	92,7	5,8	1,5
3 мес.	92,1	6,5	1,5
9 »	89,0	9,6	1,4
1 год	88,5	10,1	1,4
2 года	88,0	10,4	1,6
5 лет	88,0	10,2	1,8
10 »	88,0	10,1	1,9
20 »	88,0	10,1	1,9

Таблица 121

Соотношение веса (в г) и объема (в см³) различных частей
головного мозга (И. Бухштаб, 1884)

К гл. VI, § 2

	Мужчины			Женщины		
	макс.	миним.	средн. арифм.	максим.	миним.	средн. арифм.
Вес полушарий большого мозга	1445	1020	1199,1	1320	880	1067,5
Вес мозжечка	205	130	150,5	165	105	131,7
Вес продолговатого мозга	30	23	25,9	27	21,5	24,0
Вес всего мозга	1680	1179	1375,5	1512	1030	1226,2
Объем полушарий	1383	1010	1160	1278	850	1033,3
Объем мозжечка	196	125	144,5	159	100	129,5
Объем продолговатого мозга	29	22,5	24,9	25,5	20,5	23,0
Объем всего мозга	1608	1170	1329	1462,5	984,0	1185,8

Таблица 122

Емкость черепа у ископаемых рас
человечества (в см³) (Бонин, 1934)

К гл. VI, § 3

Расы	Емкость черепа
Британский неолит	1533,2
Датский неолит	1525,1
» железный век	1514,3
Египтяне:	
энеолит	1495,3
1-я династия	1414,0
6—12-я династия	1414,8
12—15-я »	1390,9
18-я »	1379,6
Оберкассель	1500,0
Кроманьон	1570,0

Таблица 123

Коэффициент цефализации по Дюбуа, вес тела и головного мозга в ряду млекопитающих (Хауг, 1958)

К гл. VI, § 4

Вид	Вес тела (в кг)	Вес мозга (в г)	Коэффициент цефализации
Человек	75	1300	1,0
Шимпанзе	65	435	0,32
Лев	150	280	0,11
Макак	4	95	0,43
Кролик	2,2	10,5	0,10
Кенгуру	20	40	0,10
Морская свинка	0,5	3,7	0,06
Белая мышь	0,02	0,3	0,045

Таблица 124

Изменение веса головного мозга домашней кошки до и после рождения (Каунт, 1947; Кизс, 1895; Антони, 1928)

К гл. VI, § 4

Возраст	Вес мозга (в г)	Вес тела (в г)
Плод 12 см	2,3	65,8
Новорожденный	6,5	122
3 ч	4,8	105,6
2 дня	5,1	124
4 »	6,7	162,7
8 дней	8,0	206,3
10 »	9,0	207,0
Молодое животное	16,1	388
6 месяцев	30	2500
Взрослое животное	31	2300

Таблица 125

Рост веса мозга и веса тела шимпанзе и орангутана после рождения (Каунт, 1947)

К гл. VI, § 4

Возраст и пол	Вес мозга (в г)	Вес тела (в г)
<i>Шимпанзе</i>		
Преждевременные роды, ж.	96	770
Новорожденные, м.	270	2377
» »	318	5490
» ж.	302	5560
3 года, м.	340	5500
3 » , м.	347	5500
4 » , м.	379	7430

Продолжение табл. 125

Возраст и пол	Вес мозга (в г)	Вес тела (в г)
4 года, ж.	365	12 000
Больше 4 лет, м.	440	56 690
» 4 » , ж.	325	43 990

Орангутан

Молочные зубы	248	3170
Молодое животное	334,5	5925

Таблица 126

Изменение веса (в г) головного мозга низшей узконосой обезьяны (тонкотела) после рождения (Антони, 1928)

К гл. VI, § 4

Возраст	Вес мозга	Вес тела
Новорожденные	32	390 (тонкотел-мавр)
»	42,8	514 (темный тонкотел)
Молочные зубы	62,8	2430 » »
1-й премоляр	57,8	2520 » »
2-й »	65	3170 » »
Клык	60,5	3630 » »
Взрослый самец	67,8	6540 » »
Взрослая самка	62,8	5045 » »

Таблица 127

Увеличение веса мозга собаки после рождения
(Н. И. Дмитриева, 1963)

К гл. VI, § 4

Возраст	№ собаки	Средняя арифметическая и ее ошибка (в г)	Сигма (в г)	Коэффициент вариации (в %)
1-й день	19	11,07—0,25	1,09	10
7-й »	12	15,28—0,70	2,35	15
14 дней	8	22,44—0,70	3,50	15
20 »	12	32,75—0,53	1,51	4,8
30 »	16	41,96—0,86	3,38	8,0
45 »	8	56,83—1,50	4,41	7,0
2 месяца	8	60,34—1,56	4,44	7,0
4 »	3	71,50—3,76	6,51	9,0
6 месяцев	6	77,38—4,22	10,33	13,0

Таблица 128

Вес мозга у различных представителей позвоночных (Каунт, 1947)

К гл. VI, § 4

Вид	Вес мозга (в г)	Вес тела (в г)	Автор
Млекопитающие			
Насекомоядные — Insectivora			
Scalopus aquaticus	1,16	39,6	Крайл и Куайринг (Crile a. Quiring, 1940) Они же
Blarina brevicauda	0,347	17,3	
Рукокрылые — Chiroptera			
Вампир — Desmodus rotundus . . .	1,16	88,9	» »
Грызуны — Rodentia			
Капибара — Hydrochaerus capybara	75	28 500	Бруммелькамп (Brummelkamp, 1939) Он же
Агути — Dasyprocta agouti	20	2 684	
Белка желтобрюшная — Sciurus rifiventer	9,2	650	» »
Белка — Sciurus carolensis	7,6	469	» »
Белка обыкновенная — Sciurus vulgaris	6,10	323	» »
Белка гудзонская — Sciurus hud- sonicus	4,10	159	» »
Дикообраз — Hystrix sp.	37,5	15 000	» »
Кролик — Lepus cuniculus	9,3	1 226	» »
Морская свинка — Cavia cobaya	4,73	700	» »
Летяга — Sciuropterus volans	1,92	64	» »
Полевка луговая — Arvicola agre- stis	0,9	42,5	» »
Полевка водная — Arvicola ter- restris	0,355	90,25	Крайл и Куайринг (1940) Они же
Мышь полевая — Mus agrarius	0,200	33,3	
Пасюк — Mus porvegicus	2,36	448	
Мышь домовая — Mus musculus	0,43	20,85	
Серая крыса — Mus rattus	1,59	200	
Мышь Вагнера — Mus wahneri	0,424	18,92	
Неполнозубые — Edentata			
Tamanduas tetradactyla	25	3 692	» »
Броненосец — Dasypus novemcin- ctus	7,5	3 401	» »
Ленивец серый — Bradypus gri- seus	15,33	3 156,5	» »
Ленивец двупалый — Choloepus hofmanni	23,44	4 880,75	» »

Вид	Вес мозга (в г)	Вес тела (в г)	Автор
-----	--------------------	-------------------	-------

Копытные — Ungulata

Слон индийский — <i>Elephas indicus</i>	4717	3 048 000	Бруммелькамп, 1939
	4048	2 047 000	Он же
Верблюд — <i>Camelus dromaderius</i>	762	400 000	» »
Жирафа — <i>Giraffa camelopardalis</i>	680	529 000	» »
Лошадь — <i>Equus caballus</i>	532	368 000	» »
Осел — <i>Equus asinus</i>	385	175 000	» »
Антилопа каама — <i>Antilope caama</i>	269	9 950	» »
Газель — <i>Gasella isabella</i>	81,6	12 170	» »
Баран — <i>Ovis aries</i>	140	55 000	Бруммелькамп, 1939
Свинья дикая — <i>Sus scrofa</i>	178	56 000	Он же
Свинья домашняя — <i>Sus scrofa domestica</i>	115	150 000	» »
Олень — <i>Cervus elaphus</i>	411	125 530	» »
Косуля — <i>Cervus capreolus</i>	97,5	14 500	» »
Гиппопотам — <i>Hippopotamus amphibius</i>	582	1 755 000	» »
Бык — <i>Bos taurus</i>	493	660 000	» »
Тапир индийский — <i>Tapirus indicus</i>	265	201 000	» »
Тапир американский — <i>Tapirus americanus</i>	169	160 000	» »

Ластоногие — Pinnipedia

<i>Erignatus barabtus</i>	460	281 000	Крайл и Куайринг, 1940
Морж — <i>Odobenus rosmarus</i>	1126	667 000	Они же
Тюлень Ричарда — <i>Phoca richardi</i>	442	107 300	» »
Тюлень кольчатый — <i>Phoca hispida</i>	253	39 570	» »
Тюлень обыкновенный — <i>Phoca vitulina</i>	270,5	12 610	» »

Китообразные — Cetacea

Свинья морская — <i>Phocaena phocaena</i>	1735	142 430	» »
Белуха — <i>Delphinapterus leucas</i>	2351,7	395 280	» »
Кит синий — <i>Balaenopterus musculus</i>	6800	5 805 900	» »

Хищные — Carnivora

Кошачьи — Felidae

Кошка домашняя — <i>Felis domesticus</i>	25,30	3 275,6	» »
Лев — <i>Felis leo</i>	240,7	150 720	» »
Леопард — <i>Felis pardus</i>	135,0	48 000	» »
Тигр — <i>Felis tigris</i>	263,5	184 500	» »
Сервал — <i>Felis serval</i>	54,1	11 340	Хрдличка, 1925
Пума (кугуар) — <i>Felis concolor</i>	154	54 432	Он же
Рысь канадская — <i>Lynx canadensis</i>	69,5	14 969	» »
Рысь рыжая — <i>Lynx rufus</i>	65,0	6 350	» »

Вид	Вес мозга (в г)	Вес тела (в г)	Автор
Собачьи — Canidae			
Песец — <i>Vulpes lagopus</i>	44,5	3 385	Крайл и Куайринг, 1940
Лисица американская — <i>Vulpes fulva</i>	53,30	4 625	Они же
<i>Urocyon cinereus</i>	37,28	3 749	» »
Шакал — <i>Thos mesomelas</i>	46,00	2 850	» »
<i>Canis latrans</i>	84,24	8 510	» »
Собака обыкновенная — <i>Canis fa- miliaris</i>	78,945	13 404	» »
Волк — <i>Canis lupus</i>	119	22 680	» »
Медвежьи — Ursidae			
Медведь гризли — <i>Ursus horribilis</i>	233,9	142 880	» »
Белый медведь — <i>Thalarctos ma- rinus</i>	498	258 285	» »
<i>Ursus tarcuatus</i>	269	69 860	Хрдличка, 1925
Губач — <i>Melursus ursus</i>	267	136 080	Он же
Малайский медведь — <i>Holarctor malayensis</i>	385,5	45 020	» »
Куны — Mustelidae			
Колонок — <i>Mustela arctica</i>	5,0975	157,72	Крайл и Куайринг, 1940
<i>Mephitis mephitis</i>	10,10	2070,3	Они же
Хорек африканский (черный) — <i>Putorius putor</i>	7,87	915,0	Хрдличка, 1925
П р и м а т ы — Primates			
Тонкотел — <i>Semnopithecus s.p.</i> . . .	117	6 647,0	Spitchka, 1903
Марышка — <i>Cercopithecus sp.</i> . .	59,75	2 469,0	Он же
Мангобей дымчатый — <i>Cercocobus fuliginosus</i>	98	1 375,5	» »
Макак-резус — <i>Macacus rhesus</i> . .	79,94	1 598,46	» »
То же	78,52	1 941,21	» »
Макак яванский — <i>Macacus cyno- molgus</i>	61,2	1 354,2	» »
То же	62,5	1 653,75	» »
Макак свинохвостый — <i>Macacus nemestrinus</i>	118,4	6 786,0	» »
То же	99,83	29,890	» »
Макак китайский — <i>Macacus sinus</i>	67	963,67	» »
<i>Macacus sinus pileatus</i>	63,1	1 402,6	» »
» <i>speciosus</i>	98	5 560,0	» »
Макак черный — <i>Macacus mela- notus</i>	80	1 105,0	» »
Бабуин — <i>Cynocephalus babuin</i> . .	137,4	2 451,8	» »
Павиан-гамадрил — <i>Papio hama- dryas</i>	199	10 230,0	» »
То же	121,17	2 224,7	» »

Вид	Вес мозга (в г)	Вес тела (в г)	Автор
Павиан анубис — <i>Papio anubis</i>	152	5 000,0	Spitchka, 1903
Павиан-сфинкс — <i>Papio sphinx</i>	135	2 481,0	Он же
Ателес — <i>Ateles beelzebus</i>	97,5	1 870,0	» »
Капуцин — <i>Cebus capucinus</i>	70,2	1 453,4	» »
Белолобый капуцин — <i>Cebus albi-</i> <i>frons</i>	58	675,0	» »
Гапале (игрунка) — <i>Harale jacchus</i>	7,8	219,75	» »
Мидас — <i>Midas ursinus</i>	24	361	» »
Лемур — <i>Lemur brunnus</i>	26	1 505	» »
Лори толстый — <i>Nicticebus sp.</i> . .	12	612	» »
Орангутан — <i>Simia satyrus</i>	371,6	72 755	» »
То же	299,8	36 439	» »
Гиббон — <i>Hylobates sp.</i>	101,7	6 125,7	» »
Сростнопал — <i>Symphalangus</i>	133,5	12 079	» »

Пресмыкающиеся — Reptilia

Аллигатор миссисипский — <i>Alli-</i> <i>gator mississippiensis</i>	8,40	109 000	Крайл и Куайринг, 1940; Дюбуа — Du- bois, 1913
То же	7,23	52 400	Он же
» »	14,08	205 000	» »
Крокодил американский — <i>Croco-</i> <i>dilus americanus</i>	15,60	134 000	» »
Гила — <i>Gila monster</i>	0,73	514	» »
Игуана — <i>Iguana</i>	1,44	4 190	» »
Ящерица зеленая — <i>Lacerta viridis</i>	0,121	50	» »
Черная змея — <i>Black snakes</i>	0,291	431	» »
Уж водяной — <i>Tropidonotus</i>	0,100	70	» »
Полз — <i>Zamenis</i>	0,209	220	» »
Черепаша водяная — <i>Emis</i>	0,25	250	» »
Черепаша — <i>Testudo sp.</i>	0,30	320	» »
Monitor	244	7 500	» »
Маленький геккон — <i>Little Gecko</i>	0,043	16,9	» »
Гадюка обыкновенная — <i>Common</i> <i>Viper</i>	0,105	64,2	» »
Черепаша греческая — <i>Greek Tor-</i> <i>toise</i>	0,360	993,58	» »

Земноводные — Amphibia

Лягушка-бык — <i>Rana catesbyana</i>	0,244	244,40	Бруммелькамп, 1939
Зеленая лягушка — <i>Rana viriscens</i>	0,153	73,35	Он же
Лягушка прудовая — <i>Rana escu-</i> <i>lenta</i>	0,1137	52,90	» »
Пипа — <i>Rana pipiens</i>	0,1165	44,20	» »
Лягушка обыкновенная — <i>Rana</i> <i>temporaria</i>	0,0909	34,80	» »
Хила древесная — <i>Hyla arborea</i> .	0,043	4,80	» »
Жаба обыкновенная — <i>Bufo vul-</i> <i>garis</i>	0,073	44,50	» »
Жаба-повитуха — <i>Alytes obsteri-</i> <i>cus</i>	0,041	7,70	» »

Таблица 129

Объем желудочков больших полушарий головного мозга
■ позднем постнатальном онтогенезе (Кнудсен, 1958)

К гл. VI, § 5

Возраст (в годах)	Объем желудочков (см ³)			
	мужчины		женщины	
	левое	правое	левое	правое
20—29,9	4,79	4,33	6,59	5,47
30—39,9	4,93	4,68	4,34	4,19
40—49,9	5,0	4,62	4,78	3,88
50—59,9	6,49	5,92	5,42	5,28
60—69,9	7,76	6,43	6,72	6,93
70—79,9	12,76	11,20	11,08	9,16
80—89,9	13,47	12,17	10,38	9,02

Поверхность желудочковой эпендимы у мужчин увеличивается с 44,98—46,61 до 62,21—65,86 см² в период от 20 до 90 лет.

Таблица 130

Размеры варолиева моста у человека (А. А. Юргутис, 1957)

К гл. VII, § 1

Пол	Возраст	Длина (в мм)	Ширина (в мм)
Мужчины	21—30 лет	25,43	36,04
	60—90 »	25,97	35,27
Женщины	21—30 »	24,35	32,73
	60—90 »	24,57	33,61

Таблица 131

Поверхность коры полушария и объем таламуса у обезьян и человека
(М. М. Курелина, 1938)

К гл. VII, § 1

	Семнопитек	Шимпанзе	Человек
Площадь коры большого мозга, в мм ²	5138	24 224	90 172
Объем таламуса, в мм ³	285	1 363	3 311
Отношение поверхности коры	1	4,6	17
Отношение объема таламуса	1	4,6	11

Таблица 132

Длина ядер ствола у человека (Ольшевский и Бакстер, 1954)

К гл. VII, § 2

Ядра	Длина ядер (в мм)
Переключательные ядра	
Nucleus gracilis	13
» cuneatus lateralis	8
» medullae oblongatae lateralis	7—8
» olivaris inferior accessorius medialis	10
» olivaris superior	4—5
» lemnisci lateralis ventralis	8
» » » dorsalis	1—2
» interpeduncularis	7
» ruber	6
Ядра, связи которых неизвестны	
Area postrema	1,5—2
Nucleus medullae oblongatae centralis	18
» intercalatus	7
» praepositus hypoglossi	6—7
» parvocellularis compactus	1
» gigantocellularis	10—12
» raphae obscurus	5—6
» supravestibularis	1
» ovalis	5
» locus coeruleus	12
» subcoeruleus	7
» papillioformis	6
» Darkschewitschi	2
» intracuneiformis	1,5

Таблица 133

Отношение объема красного ядра (КЯ) к объему среднего
мозга (СМ) у человека и животных (Артюхина, 1962)

К гл. VII, § 1

Вид	Отношение КЯ к СМ	Вид	Отношение КЯ к СМ
Кенгуру	0,02	Овца	0,0155
Еж	0,019	Сайгак	0,016
Крот	0,026	Лошадь	0,029
Летучая мышь	0,02	Кошка	0,0235
Кролик	0,02	Собака	0,0248
Заяц	0,017	Хорек	0,0277
Крыса	0,019	Лемур	0,025
Морская свинка	0,018	Макак	0,0206
Белка	0,025	Гамадрил	0,032
Сурок	0,0154	Шимпанзе	0,06
Нутрия	0,016	Человек	0,09
Свинья	0,0198		

Таблица 134

Объем (в мм^3) корковых и подкорковых формаций
двигательного анализатора в онтогенезе у человека
по отношению к их объему у взрослого
(Л. А. Кукуев, 1963)

К гл. VII, § 2

Формация	Возраст			
	22 недели внутри- утробного периода	Новорож- денный	Ребенок 7 лет	Взрослый
Поле 4	7	22	84	100
» 6	—	10	76	100
Стриатум	6	19	94	100
Паллидум наружный	8	25	98	100
» внутренний	7	32	99	100
Люисово тело	22	65	94	100
Красное ядро	—	37	94	100
Черное вещество	14	39	94	100

Таблица 135

Объем некоторых формаций мозгового ствола и базальных узлов
у человека и животных (Бонин и Шерифф, 1951)

К гл. VII, § 2

Вид	Хвоста- тое тело	Скорлу- па	Бледный шар	Люисово тело	Zona incerta	Черное вещество	Вес полу- шария (в г)
Человек	4612	5514	1778	158	58	678	545
Шимпанзе	1357	2274	638	56	51	198	172
Макак	582	633	240	13	16	52	45
Игрунка	31	20	7	1	1,5	4	3,8
Долгопят	26	19	7	1	2	4	9,5
Летучая мышь	1,8		0,1	0,054	0,07	0,16	0,16
Собака	259	44	35	8	24	17	39
Кролик	32	18	5	2	5	4	6
Крыса	8,9		0,67	0,1	1,13	0,57	0,9
Опоссум	16	7	1	0,5	2,5	2	3

Объем формации одного полушария ■ мм^3 .

Таблица 136

Объем стволовых слуховых центров у человека, обезьяны, собаки и летучей мыши, в мм^3 (В. П. Зворыкин, 1957 и 1959)

К гл. VII, § 2 и гл. XIII, § 7

Центры	Человек	Обезьяна (мангобей)	Собака	Летучая мышь
Внутреннее коленчатое тело . . .	48,5	12,0	48,3	0,22
Нижний бугор четверохолмия	38	10,2	61,0	1,21
Дорсальное ядро латеральной петли	0,4	0,012	2,0	0,02
Вентральное ядро латеральной петли	1,1	0,4	2,3	0,04
Верхняя олива	0,96	0,6	8,0	0,16
Вентральное ядро улиткового нерва	10,3	2,58	8,2	0,23
Дорсальное ядро улиткового нерва	1,2	0,53	4,01	0,02

Таблица 137

Объем подкорковых слуховых центров в $0,001 \text{ мм}^3$ и в % к объему ствола на уровне тех же центров у летучих мышей (*Pipistrellus*, *Myotis*, *Eptesicus*), ориентирующихся по слуху, у летучей собаки (*Pteropus*), ориентирующейся главным образом посредством зрения и обоняния, и у *Rousettus*, занимающей промежуточное положение (Лютгемейер, 1962)

К гл. VII, § 2 и гл. XIII, § 7

	Дорсальное ядро нерва улитки		Вентральное ядро нерва улитки		Верхняя олива	
	$0,001 \text{ мм}^3$	%	$0,001 \text{ мм}^3$	%	$0,001 \text{ мм}^3$	%
Карликовый нетопырь — <i>Pipistrellus pipistrellus</i>	7	0,80	28	3,05	36	3,98
Ночница — <i>Myotis dauben-</i> <i>toni</i>	11	0,65	40	3,32	61	3,48
Кожан — <i>Eptesicus serotinus</i>	24	1,07	54	2,39	67	2,95
Ночница — <i>Myotis myotis</i>	33	1,16	50	1,76	61	2,15
Крылан — <i>Rousettus lesche-</i> <i>naulti</i>	70	1,35	46	0,90	50	1,01
Летучая собака — <i>Pteropus</i> <i>giganteus</i>	93	0,73	53	0,42	74	0,58

	Ядро трапеце- видного тела		Нижний бугор четверохолмия		Внутреннее колен- чатое тело	
	0,001 мм ³	%	0,001 мм ³	%	0,001 мм ³	%
Карликовый нетопырь — Pipistrellus pipistrellus	5	0,60	105	11,60	29	3,18
Ночница — Myotis dauben- toni	7	0,39	191	10,90	52	3,01
Кожан — Eptesicus serotinus	14	0,63	238	10,65	53	2,31
Ночница — Myotis myotis	11	0,39	290	10,23	62	2,20
Крылан — Rousettus lesche- naulti	15	0,30	191	3,69	66	1,31
Летучая собака — Pteropus giganteus	27	0,22	309	2,46	112	0,90

Таблица 138

Объем наружного коленчатого тела и его слоев
у человека (Чако, 1948)

К гл. VII, § 2

Формация	Объем (в мм ³)
Объем всего тела	60,6
» слоя I	5,4
» » II	3,1
» слоев IV + VI	28,9
» » III + V	23,2
» всех крупноклеточных слоев	8,5
» » мелкоклеточных »	52,1
» » перекрестных »	34,3
» » неперекрестных »	26,3

Таблица 139

Объем наружного коленчатого тела у млекопитающих
(Сольницкий, 1945)

К гл. VII, § 2

Вид	Объем (в мм ³)	Вид	Объем (в мм ³)
Грызуны		Cercoleptes	9,2
Cynomys	1,8	Mustella	13
Lepus americanus	5,9	Vulpes	29,4
Erethizon	6,2	Canis	30,5
Lepus callotis	8,7	Lynx г.	46,4
Хищные		Копытные	
Mephitis	2,8	Tayassu	43,5
Putorius	5,4	Ovis	65,8
		Bos	224,8

Продолжение табл. 139

Вид	Объем (в мм ³)	Вид	Объем (в мм ³)
Субприматы		Cercopithecus	35,7
Lemur	2,8	Papio	54,56
Potto	3,2	Pap	61,9
Galago	4,4	Homo sapiens	
Приматы		Плод, длиной 130 мм . . .	5,63
Cebus	29,3	» » 180 » . . .	6,76
Macaca	31	Новорожденный	20,2
Cercopithecus	32,6	Взрослый	125,2
Ateles	35,3		

Таблица 140

Абсолютный и относительный объем подкорковых, слуховых и зрительных формаций у грызунов (Ж. М. Кухтина, 1962)

К гл. VII, § 2 и гл. XIII, § 7

	Нижний бугор четверохолмия		Внутреннее ко- ленчатое тело		Верхний бугор четверохолмия		Наружное ко- ленчатое тело	
	(мм ³)	(%)	(мм ³)	(%)	(мм ³)	(%)	(мм ³)	(%)
Морская свинка . . .	16,57	0,17	4,00	0,04	9,76	0,10	2,40	0,02
Белка	11,88	0,06	4,61	0,03	47,69	0,26	9,18	0,06
Сурок	21,75	0,06	9,30	0,04	122,89	0,35	8,42	0,03

Абсолютный объем представляет собой среднюю величину объема формации в обеих половинах ствола. Относительный объем: объем формации на одной стороне в % к объему суммарно левой и правой половин соответствующего отдела ствола.

Таблица 141

Объем формаций таламуса у приматов (М. М. Курспина, 1938)

К гл. VII, § 2

Формация таламуса	Семно- питек, в мм ³	Шимпан- зе, в мм ³	Человек, в мм ³	Отношение с : ш : ч	Отно- шение ш : ч
Nucleus anterior	11	28	105	1 : 2,5 : 9,5	1 : 3,7
» medialis	32	204	488	1 : 6,4 : 15,2	1 : 2,4
Centrum med. Luysi	14	79	165	1 : 5,6 : 11,8	1 : 2,1
Nucleus lateralis A.	4	11	40	1 : 2,8 : 10,0	1 : 3,6
» » B.	224	1041	2521	1 : 4,2 : 11,2	1 : 2,4
Отделы п. lateralis-B:					
латеральные + вентраль- ные формации	220	697	1381	1 : 5,8 : 11,5	2,0
полулунное ядро Флексига	9	39	77	1 : 4,3 : 8,5	2,0
подушка	104	344	1140	1 : 3,3 : 11,0	3,3
Общий объем таламуса	285	1363	3311	1 : 4,6 : 11,0	2,44

Т а б л и ц а 142

Объем ядер межуточного мозга у собаки (Сихова, 1961)
К гл. VII, § 2

Название ядра	Объем (в мм ³)
Переднее дорсальное ядро зрительного бугра	6,99
Переднемедиальное » » »	3,99
Передисвентральное » » »	7,32
Nucleus centralis lateralis	15,30
» commissuralis inter-antero-dorsalis	1,70
» » inter-antero-medialis	1,70
» » interventralis	5,99
» lateralis (pars anterior et intermedia)	37,62
» » (pars posterior et pulvinar)	106,54
» medialis dorsalis	28,60
» medio-ventralis	17,64
» parafascicularis	12,98
» paraventricularis	6,99
» posterior	13,98
» reticularis	99,89
» rhomboidalis	10,30
» ventralis	141,17
» periventricularis	12,60
» parathænialis	9,31
» reuniens, n. paracentralis, n. centralis	51,61
» suprageniculatus	7,32

Т а б л и ц а 143

Количество клеток и плотность их расположения в различных
отделах системы слухового анализатора у макака (Чау, 1951)
К гл. VII, § 4

Формация	Общее количество клеток		Количество клеток в 0,01 мм ³
	средняя	колебание	
Ядра улиткового нерва	88 000	от 83 200 до 91 000	155
Комплекс верхней оливы, включая ядро трапецевид- ного тела	34 300	» 31 700 » 39 000	145
Ядро латеральной петли	38 100	» 34 600 » 46 400	—
Нижний бугор четверохолмия	392 000	» 361 000 » 430 000	420
Внутреннее коленчатое тело, мелкоклеточная часть	364 000	» 343 000 » 380 000	325
Крупноклеточная часть	58 000	» 53 000 » 66 000	19
Слуховая кора, ограниченная по электрофизиологическим данным	10 200 000	—	930

Таблица 144

Количество, величина и густота расположения клеток
в наружном коленчатом теле у человека (Чако, 1948)

К гл. VII, § 4

Наружное коленчатое тело	Средняя величина и ее ошибка
Общее количество клеток	1 210 000 \pm 13 700
Среди них крупных	111 000 \pm 3 150
» » мелких	1 099 000 \pm 13 400
Среди крупных клеток:	
перекрестных ¹	75 000 \pm 2 400
неперекрестных	36 000 \pm 1 900
Среди мелких клеток:	
перекрестных	612 000 \pm 9 600
неперекрестных	487 000 \pm 9 300
Густота расположения Количество клеток в 0,01 мм ³ :	
крупных перекрестных	141
» неперекрестных	116
мелких перекрестных	от 65 до 229
» неперекрестных	» 58 » 221

¹ Перекрестные клетки — клетки, к которым подходят перекрестные волокна зрительного нерва.

Таблица 145

Количество конечных пуговок (в 0,008 мм³)
в различных формациях головного мозга
у человека (Смит, Джибсон и Пуркис, 1957)

К гл. VII, § 4

Формация	Количество пуговок
Внутреннее коленчатое тело	3
Наружное » »	65
Серый бугор	От 6 до 15
Паравентрикулярное и супраоптимальное ядро	» 1 » 2
Сосковидные тела	Около 27
Зрительный бугор	От 3 до 12
Наружный членик бледного шара	15
Хвостатое тело	Не обнаружено
Зрительная кора	13
Слуховая кора	26
Двигательная кора (поле 4)	36
Кора лобная (поле 9)	169
» » (поле 10)	96
Палеокортекс (парольфакторное поле)	1397
Энторинальное поле	От 3 до 6

Таблица 146

Наружное коленчатое тело и зрительная кора у макака.
Результаты подсчетов, произведенных тремя соавторами, независимо друг от друга (Чау, Блюм и Блюм, 1950)

К гл. VII, § 4

Формация	Инициалы исследователей		
	К	Р	Ј
<i>Наружное коленчатое тело</i>			
Количество клеток	965 230	1 199 352	1 087 832
» » ■ 0,01 мм ³	260	320	320
<i>Зрительная кора — area striata</i>			
Общее количество клеток	141 208 000	146 163 123	148 487 120
Количество клеток в 0,01 мм ³	1 520	1 540	1 680
Площадь поверхности, в мм ²	664	651	631
Объем, в мм ³	996	—	—
<i>Area peristriata</i>			
Количество клеток в 0,01 мм ³	1 200	1 340	1 440

Таблица 147

Количество волокон различного диаметра в основании ножки мозга
у взрослого человека (Ферхарт, 1950)

К гл. VII, § 5

Сегменты	1 мк	2 мк	3—5 мк	6—7 мк	8 мк и больше
Средний сегмент (пирамидный пучок)	От 335 000 до 806 500	От 35 000 до 60 850	От 88 000 до 233 000	От 13 700 до 44 380	От 6 650 до 15 000
Пучок Тюрка (височно-теменно-затылочномостовой)	От 725 600 до 1 310 000	От 17 000 до 32 000	От 16 000 до 29 000	От 200 до 630	От 0 до 100
Пучок Арнольда (лобно-мостовой)	От 1 052 000 до 1 240 000	От 19 100 до 81 700	От 19 500 до 133 900	От 730 до 2700	От 220 до 550

Таблица 148

Количество волокон различного диаметра в основании ножки
мозга и пирамиде продолговатого мозга у макака

(Ферхарт, 1948)

К гл. VII, § 5

	1 мк	2 мк	3—5 мк	6—7 мк	8 мк и больше
<i>Основание ножки:</i>					
средний сегмент	140 000	13 000	30 500	5460	2980
пучок Тюрка	176 200	12 600	34 880	1820	530
» Арнольда	140 000	6 840	17 820	930	220
Пирамида	290 000	17 700	20 500	5100	2140

Таблица 149

Количество клеток в ядрах соско-
видного тела у кошки и кролика

(По Гиллери, 1955)

К гл. VII, § 6

	Количество клеток в ядре	
	медиальном	латеральном
Кошка . . .	84 000 74 000	3100 3000
Кролик . . .	130 000 104 000	2000 2100

Таблица 150

Количество клеток в медиальном ядре сосковидного тела у человека
и животных (Пауелл, Гиллери и Коуэн, 1957)

К гл. VII, § 6

Наблюдения	Количество клеток	Наблюдения	Количество клеток
Крыса 1	32 000	Кошка 1	78 000
» 2	45 000	» 2	81 000
» 3	35 000	» 3	79 000
» 4	37 000	» 4	84 000
Кролик 1	120 000	» 5	74 000
» 2	116 000	Обезьяна 1 (мартышка)	84 000
» 3	104 000	» 2	71 000
» 4	130 000	» 3	68 000
		» 4	74 000
		Человек (справа)	385 000
		» (слева)	393 000

Количество волокон и клеток в системе свод — сосковидное тело — передняя группа ядер зрительного бугра

(Гиллери, 1955; Пауэлл, Гиллери и Кауэн, 1957)

К гл. VII, § 6

Вид	Количество волокон в своде перед входом в сосковидное тело (в тыс.)	Количество клеток в медиальном ядре сосковидного тела (в тыс.)	Густота располож. клеток в сосковидном теле (количество в 0,01 мм ³)	Количество волокон в tractus papillo-thalamicus (в тыс.)	Количество клеток в передней группе ядер зрительного бугра (в тыс.)
Человек	600—800	400	150	500—600	700
Обезьяна	80	80	От 300 до 600	100	130
Кошка	100—140	70—85		72—115	140
Кролик	70—100	100—130		80—100	150
Крыса	20	30—45	1100	25—28	60—70

Таблица 152

Количество волокон в своде между передней спайкой и сосковидным телом у человека и животных (Пауэлл, Гиллери и Кауэн, 1957)

К гл. VII, § 6

Наблюдения	Количество волокон в колонке свода непосредственно впереди tractus cortico-habenularis medialis	Количество волокон непосредственно вблизи сосковидных тел	Количество волокон, покинувших свод между этими двумя уровнями, в %
Крыса 1	51 000	17 000	67
» 2	66 000	22 000	67
Кролик 1	236 000	95 000	60
» 2	202 000	64 000	68
Кошка 1	267 000	102 000	62
» 2	256 000	97 000	62
Обезьяна (мартышка)	220 000	103 000	53
Человек (справа)	1 220 000	636 000	48
» (слева)	1 310 000	802 000	39

Таблица 151

Таблица 153
Передняя группа ядер зрительного бугра у кошки, кролика и крысы. Объем ядер (в мм³), общее количество и густота расположения клеток (Пауэлл, Гиллери и Кауэн, 1957)

Наблюдения	N. antero-ventralis			N. antero-medialis			N. antero-dorsalis		
	объем	количество	густота расположения	объем	количество	густота расположения	объем	количество	густота расположения

Передняя группа ядер зрительного бугра у кошки, кролика и крысы. Объем ядер (в мм^3), общее количество и густота расположения клеток (количество в $0,01 \text{ мм}^2$) (Пауэлл, Гиллери и Кауэн, 1957)

К гл. VII, § 6

Наблюдения	N. antero-ventralis			N. antero-medialis			N. antero-dorsalis		
	объем ядра	количество клеток	густота расположения	объем ядра	количество клеток	густота расположения	объем ядра	количество клеток	густота расположения
Крыса 1	0,388	37 000	950	0,201	12 000	600	0,86	10 000	1160
» 2	0,358	41 000	1140	0,158	14 000	890	0,098	12 000	1220
» 3	0,420	42 000	1000	0,262	16 000	610	0,076	8 000	1050
Кролик 1	1,881	75 000	400	1,222	39 000	310	0,512	41 000	800
» 2	1,750	77 000	440	1,210	32 000	260	0,331	21 000	760
» 3	1,326	73 000	550	0,779	39 000	500	0,396	30 000	760
Кошка 1	3,710	72 000	190	2,410	50 000	210	0,751	18 000	240
» 2	2,335	54 000	230	2,580	54 000	210	0,690	17 000	250
» 3	2,429	61 000	250	2,230	54 000	240	0,865	25 000	300
Обезьяна 1	4,320	62 000	140	3,580	50 000	140	0,619	20 000	320
» 2	4,391	63 000	140	3,250	47 000	140	0,370	12 000	320
» 3	5,160	64 000	120	3,116	40 000	130	0,651	19 000	290

Таблица 154

Переднее ядро зрительного бугра у человека.
Объем ядра (в мм^3), количество клеток и
густота их расположения
(Пауэлл, Гиллери и Кауэн, 1957)
К гл. VII, § 6

Наблюдения	Объем ядра	Количество клеток	Количество клеток в $0,01 \text{ мм}^3$
1	68,30	647 000	90
2	85,4	680 000	80

Таблица 155

Вес мозжечка у человека после рождения
(Пфистер — цит. по Фирордт, 1906)
К гл. VIII, § 1

Возраст	Вес (в г)	Вес в % к весу головного мозга
Новорожденный	24—28	6
12 месяцев	69—85	10,0
3—4 лет	117—125	11,0
10—11 »	137	11,0

Таблица 156

Вес мозжечка и головного мозга человека после рождения.
(Эллис, 1920—1921)
К гл. VIII, § 1

Возраст	Мужской пол			Женский пол		
	головной мозг (в г)	мозжечок (в г)	вес мозжечка (в % к весу головного мозга)	головной мозг (в г)	мозжечок (в г)	вес мозжечка (в % к весу головного мозга)
Новорожденный	385	22	5,7	350	20	5,7
2 месяца	490	36	7,4	452	33	7,4
4 »	585	50	8,5	545	46	8,5
6 »	690	63	9,2	635	58	9,2
9 »	790	79	10,0	730	73	10,0
12 »	860	89	10,4	795	83	10,4
18 »	970	103	10,6	875	93	10,6
24 »	1030	112	10,6	950	101	10,6
От 8 до 14 лет	1305	138	10,5	1158	121	10,5
» 15 » 20 »	1379	151	11,0	1248	132	10,6

Таблица 157

Вес мозжечка и головного мозга человека в возрасте
от 20 до 90 лет (Эллис, 1920/1921)

К гл. VIII, § 1

Возраст (в годах)	Мужчины				Женщины			
	головной мозг (в г)	мозже- чок (в г)	Вес моз- жечка (в % к весу го- ловного мозга)	количе- ство на- блюдений	головной мозг (в г)	мозже- чок (в г)	Вес моз- жечка (в % к весу го- ловного мозга)	количе- ство на- блюдений
20—30	1360	147	10,8	55	1241	137	11,0	70
30—40	1369	146	10,7	103	1224	135	11,0	85
40—50	1356	149	10,9	135	1216	133	11,0	97
50—60	1347	146	10,8	110	1225	131	10,7	100
60—70	1318	141	10,7	123	1213	133	11,0	142
70—80	1292	141	10,9	102	1172	127	10,8	146
80—90	1286	136	10,6	24	1130	127	11,2	75

Таблица 158

Возрастные изменения размеров (в мм) мозжечка у мужчин
и женщин (А. А. Юргутис, 1957)

К гл. VIII, § 1

Размеры	Мужчины		Женщины	
	21—30 лет	60—100 лет	21—30 лет	60—100 лет
Ширина мозжечка	99,7	97,33	95,42	91,82
<i>Длина полушарий:</i>				
правого	62,74	61,12	59,00	57,00
левого	61,75	60,02	58,78	57,25
Высота мозжечка	44,41	43,07	44,33	43,04

Таблица 159

Линейные размеры мозжечка у грызунов, в мм (Пиллери, 1959).

К гл. VIII, § 1

Грызуны	Длина	Ширина	
		с parafloc- culus	без parafloc- culus
Живущие на деревьях (Sciuromorpha)	От 11 до 21	От 19 до 28	От 15 до 22
Живущие в земляных норах (Marmotini)	» 7 » 17	» 12 » 34,5	» 10 » 25
Живущие в воде (Castor canadensis)	» 19 » 22	» 40 » 46	» 33 » 38

Таблица 160

Объем различных отделов мозга у рыб (в %) и объему головного мозга (Т. Н. Куренкова, 1960)

К гл. VIII, § 1

Название видов	Конечный мозг	Средн. мозг	Мозжечок	Подбугорная область	Продолговатый мозг
Ставрида (пелагическая, ч/м) — <i>Trachurus trachurus</i>	13,6	46,1	14,3	11,7	13,6
Треска (неретическая, ч/м) — <i>Gadus morua</i>	14,6	36,4	15,1	12,7	22,3
Навага (неретическая, б/м) — <i>Eleginus navaga</i>	13,1	31,8	15,2	10,4	28,6
Морской окунь ч/м — <i>Sebastes marinus</i>	19,2	50,6	8,5	10,5	11,0
Ошибень (донная, ч/м) — <i>Ophidium barbatum</i>	22,2	28,9	12,6	18,0	18,5
Зубатка (донная, ч/м) — <i>Anarichus lupus</i>	18,5	38,5	11,5	14,5	17,5
Камбала (донная, б/м) — <i>Platessa platessa</i>	10,9	44,9	10,4	16,9	15,6
Султанка ч/м — <i>Mullus barbatus</i>	23,5	41,3	10,0	13,6	14,7
Пинагор (донная, б/м) — <i>Cyclopterus lupus</i>	14,9	56,1	6,6	10,9	11,2
Зеленушка (донная) <i>Crenilabrus tinctoria</i>	23,3	33,2	5,2	18,6	19,4
Морской ерш (донная, ч/м) — <i>Scorpaenopsis fasciata</i>	20,3	42,1	5,3	13,4	18,5
Морской дракон (донная, ч/м) — <i>Trachinus draco</i>	13,2	54,2	5,2	12,7	14,0
Морская собачка (донная, ч/м) — <i>Blennius sphinx</i>	22,7	42,8	4,3	10,9	18,2
Бычок (донная, б/м) — <i>Myoxocephalus</i>	17,2	48,8	3,2	10,9	17,6

ч/м — черноморская рыба; б/м — беломорская рыба.

Размер по

Отделы мозжечка

Червь
Полушарие (без минда-
лины)
Миндалина
Клочок

Размеры ядер моз-
Жен, 1903; Яков, 19

Ядра мозжечка

Зубчатое ядро (взрослые)
, (новоро-
Пробковидное ядро (вз-
Шаровидное , (вз-
Ядро крыши (взрослые)
По О. А. Гаваше
зубчатого ядра равен

Средние разме-
полушария моз

Возраст (в годах)	Размеры зубчат	
	передне-зад- ний диаметр	
18		
21		17,5
22		19,5
		20,0

Таблица 161

Размер поверхности мозжечка человека, в мм²

(Крейцфукс, 1902)

К гл. VIII, § 3

Отделы мозжечка	Свободная поверхность	Скрытая поверхность	Общая поверхность	Отношение свободной поверхности к скрытой
Червь	816	5 192	6 008	1 : 6,36
Полушарие (без миндалины)	6603	28 744	35 347	1 : 4,35
Миндалины	979	2 389	3 368	1 : 2,44
Клочок	182	222	404	1 : 1,22

Таблица 162

Размеры ядер мозжечка у взрослого человека (Фаулер, 1901; Циен, 1903; Якоб, 1928; Е. П. Кононова, 1955) и у новорожденного (Фаулер, 1901), в мм

К гл. VIII, § 2

Ядра мозжечка	Диаметр		
	сагиттальный	вертикальный	поперечный
Зубчатое ядро (взрослые)	От 16 до 21	От 7 до 11	Около 8
» (новорожденные)	9,8	—	—
Пробковидное ядро (взрослые)	От 13 до 18	» 3 » 4	От 3 до 4
Шаровидное » (взрослые)	» 5 » 6	» 5 » 6	3
Ядро крыши (взрослые)	» 9 » 10	» 3 » 4	3

По О. А. Гавашели (1960) и по А. А. Артарян, поперечный диаметр зубчатого ядра равен 15—20 мм.

Таблица 163

Средние размеры (в мм) зубчатого ядра левого и правого полушария мозжечка взрослых людей (О. А. Гавашели, 1960)

К гл. VIII, § 2

Возраст (в годах)	Размеры зубчатого ядра левого полушария			Размеры зубчатого ядра правого полушария		
	передне-задний диаметр	поперечный диаметр	длина от переднемедиального угла зубчатого ядра до заднелатерального	передне-задний диаметр	поперечный диаметр	длина от переднемедиального угла зубчатого ядра до заднелатерального
18	17,5	16,0	21,5	17,0	15,0	21,5
21	19,5	16,5	21,0	19,0	16,0	21,0
22	20,0	15,0	21,0	20,0	15,0	21,0

Возраст (в годах)	Размеры зубчатого ядра левого полушария			Размеры зубчатого ядра правого полушария		
	передне-задний диаметр	поперечный диаметр	длина от переднемедиального угла зубчатого ядра до заднелатерального	передне-задний диаметр	поперечный диаметр	длина от переднемедиального угла зубчатого ядра до заднелатерального
24	21,0	18,0	23,0	20,0	18,0	22,0
30	21,0	16,0	22,5	21,0	16,0	22,0
38	20,0	17,5	22,0	19,5	16,0	22,0
43	20,0	17,0	21,0	19,0	14,0	20,0
50	18,5	16,0	18,0	20,0	16,0	19,5
54	21,0	18,0	22,0	21,0	16,0	21,0
56	21,0	17,0	20,0	21,0	16,0	22,0
60	21,0	17,0	24,0	20,0	17,0	23,0
65	20,0	17,0	23,0	17,5	17,0	20,0
75	19,0	12,5	21,0	20,0	12,5	21,0
80	19,0	14,5	20,0	19,5	14,5	20,0

Таблица 164

Зубчатое ядро у человека

Количество клеток приводится по Хепкеру (1951), хотя с нашей точки зрения оно преувеличено в 10 раз

К гл. VIII, § 2

Возраст (в годах)	Вес мозга (в г)	Общий объем правого и левого зубчатых ядер (в мм ³)	Густота расположения клеток в дорсальном и вентральном отделах. количество в 1 мм ³	Количество крупных клеток в обоих зубчатых ядрах (в млн.)	Количество мелких клеток (в %)
6	—	353,1	1683	5,96	41
24	1382	356,0	2645	9,8	57
26	1515	378,2	2845	10,35	53
32	1490	317,8	2865	9,2	26
35	—	412,8	2240	9,2	28
38	1550	424,7	2190	9,25	26
42	1500	328,6	2165	7,1	41
46	—	337,4	2114	7,25	51
61	—	374,6	2100	7,85	58
62	1587	317,7	2280	7,2	27
65	1527	323,5	2115	6,85	59
67	923	414,6	1568	6,5	36
71	1597	350,3	2590	9,2	47
73	1345	224,1	2905	8,85	50
74	—	399,6	2230	8,9	63
76	1230	167,9	2035	3,91	40

Возраст (в годах)	Вес мозга (в г)	Общий объем правого и ле- вого зубча- тых ядер (в мм ³)	Густота распо- ложения клеток в дорсальном и вен- тральном отделе, количество (в 1 мм ³)	Количество круп- ных клеток в обоих зубчатых ядрах (в мл.)	Количество мелких клеток (в %)
77	1080	255,9	2805	7,48	31
78	1320	308,6	2880	8,85	51
78	1750	280,4	2573	7,3	33
80	1241	224,4	3395	8,28	53
82	1351	260,1	2920	7,6	65
84	1459	269,8	2885	7,7	45
86	1485	245,5	2805	6,88	47
86	1140	298,4	3930	11,7	73
91	—	312,0	3070	9,5	49
93	1062	294,4	2280	6,7	48
99	1080	295,6	2995	8,8	31

Таблица 165

Объем одного зубчатого ядра в ряду приматов, в мм³

(Сольницкий, 1945)

К гл. VIII, § 2

Приматы	Объем (в мм ³)	Приматы	Объем (в мм ³)
<i>Полуобезьяны</i>		<i>Низшие обезьяны</i>	
Galago	1,49	Macaca	19,2
Potto	2,08	Cercopithecus	26,8
<i>Низшие обезьяны</i>		Ateles	32,2
Cercopithecus	11,9	Papio	54,76
Cebus	12,1	<i>Высшие обезьяны — Ран</i>	
		Человек — Homo sapiens . .	93
			232,2

Таблица 166

Изменение ширины молекулярного слоя мозжечка у человека
после рождения (Эллис, 1920—1921)

К гл. VIII, § 3

Возраст	Ширина молеку- лярного слоя (в мк)	Возраст	Ширина молеку- лярного слоя (в мк)
1 месяц 18 дней . . .	175	10 месяцев 6 дней . .	290
2 месяца 5 » . . .	193	12 »	320
3 » 20 » . . .	200	25 » 5 дней . .	330

	Макак	Кошка	Кролик	Песчанка	Крыса	Попугай	Канарейка	Мышь	Лягушка
Средний радиус червя, в мм	17	11,5	9,5	5,5	5	5	5	3	0,1
Количество глиальных клеток на одну клетку Пуркинье	17	18	15	9	9	9	6	5	1
Вес тела, в г	3 200	3 000	3 500	100	200	30	16	20	50
Диаметр клетки Пуркинье (в мк), (объем клетки Пуркинье в 1000 мк, в скобках)	26 ± 1 (9)	30 ± 1 (14)	22 ± 1 (6)	18 ± 1 (3)	16 ± 1 (2)	20 ± 1 (4)	18 ± 1 (3)	19 ± 1 (4)	7 ± 2 (1,5)
Ширина молекулярного слоя, в мк	328 ± 16	402 ± 14	292 ± 10	216 ± 27	199 ± 16	234 ± 23	207 ± 21	156 ± 12	240
Плотность расположения глиальных клеток в молекулярном слое	35 ± 5	22 ± 4	17 ± 3	58 ± 11	50 ± 8	49 ± 6	60 ± 8	50 ± 4	24 ± 8
Отношение площади молекулярного слоя к площади зернистого слоя	1,64	1,63	1,50	1,31	1,61	1,37	1,40	1,22	—

Таблица 168

Количество, плотность расположения и величина клеток коры
мозжечка у человека, макака и крысы

К гл. VIII, § 3

Вид	Общее количество зер- нистых клеток	Общее количество кле- ток Пуркинье	Количество клеток зер- нистого слоя в 1 мм ²
Человек	От 10 до 100 млрд. (Брейтенбург и Этвуд, 1958)	14 238 тыс. (Крейц- фукс, 1902) Около 15 000 тыс. (Брейтенбург и Этвуд, 1958) Около 26 000 тыс. (Лойда, 1955)	1,13 млн. (Фриде, 1963) От 3 до 7 млн. (Брейтенбург и Этвуд, 1958)
Макак	Около 1700 млн. (пересчет по дан- ным Фокса и Бар- нара, 1957, и Блин- кова, 1963)	1780 тыс. (Блинков, 1963)	2,35 млн. (Фокс и Барнар, 1957) 2,44 млн. (Чокли, 1943)
Крыса	—	547 413 (Инукаи, 1928)	—

Продолжение табл. 168

Вид	Количество клеток Пур- кинье в 1 мм ²	Диаметр клеток Пур- кинье (в мк)	Диаметр ядер клеток Пуркинье (в мк)
Человек	169 (Крейц- фукс, 1902) 300 (Брейтенбург и Этвуд, 1958)	30 × 40 26,8 × 39,6 25,1 × 42,1 (Инукаи, 1928)	14,0 × 16,7 13,7 × 15,6 (Инукаи, 1928)
Макак	510 (Фокс и Барнар, 1957)	—	—
Крыса	1014 (Инукаи, 1928)	19,6 × 24,2 (Инукаи, 1928)	12,6 × 13,5 (Инукаи, 1928)

Таблица 169

Изменение густоты расположения клеток Пуркинье в зависимости от возраста у человека. Количество клеток в одном и том же объеме, с учетом сморщивания при изготовлении препаратов (Эллис, 1920, 1921)

К гл. VIII, § 3

Пол	Возраст	Среднее количество клеток
Мужчины	От 22 до 42 лет	607
»	» 50 » 82 »	507
Женщины	» 19 » 32 »	543
»	» 50 » 92 »	429

Таблица 170

Изменение общего количества клеток Пуркинье в мозжечке белой крысы в зависимости от возраста (Инукаи, 1928)

К гл. VIII, § 3

Возраст (дни)	Самцы		Самки	
	количество клеток	■ к общему числу клеток у животного в возрасте 200 дней	количество клеток	■ к общему числу клеток у животного в возрасте 200 дней
200	506 922	100	471 156	100
730	447 505	88,2	448 841	95,2
1017	367 166	72,4	404 733	85,9

Таблица 171

Уменьшение количества клеток Пуркинье в зависимости от возраста (у человека — в единице объема, по Эллис, 1920—1921 и у белой крысы — общее количество клеток, по Инукаи, 1928)

К гл. VIII, § 3

Возраст (годы)	Человек		Крыса	
	количество клеток	%	возраст крысы выражен в единицах, эквивалентных годам человека	%

Мужской пол

22,5	614,5	100	17	100
59,5	539,0	87,7	60	86,5
81,0	468,0	76,2	84	81,6

Женский пол

21,3	526,0	100	17	100
61,5	467,0	88,8	60	84,5
92,0	334,0	63,4	90	79,6

**Густота расположения клеток Пуркинье у белых крыс
различного возраста (Инукаи, 1928)**

К гл. VIII, § 3

Возраст (дни)	Самцы		Самки	
	количество клеток в 1 мм ²	%	количество клеток в 1 мм ²	%
200	1014	100	1043	100
730	866	85,4	890	85,3
1017—1085	825	81,3	830	79,6

Таблица 173

**Диаметр клеток Пуркинье и их ядер у крысы
в течение первых 20 дней после рождения
(Доналдсон, 1924)**

К гл. VIII, § 3

Возраст	Диаметр (в мк)	
	клетка	ядро
Новорожденная	12 × 7	8 × 6,3
3 дня	14 × 8	8,3 × 7,4
8 дней	18 × 12	11 × 8,5
10—20 дней	Наиболее крупные 24 × 19	12 × 9,0

Таблица 174

**Размеры клеток Пуркинье у крысы в зависимости от местоположения,
возраста и пола (Инукаи, 1928)**

К гл. VIII, § 3

Местоположение	Размеры клеток (в мк)			
	Самцы в возрасте 200 дней		Самки в возрасте 200 дней	
Червь	20,9 × 25,4	13,1 × 13,5	21,8 × 25,0	13,5 × 13,5
Полушария	19,6 × 24,7	12,8 × 13,7	19,3 × 24,2	12,5 × 13,7
В среднем	18,2 × 22,6	11,9 × 13,2	17,9 × 22,8	12,3 × 13,2
	19,6 × 24,2	12,6 × 13,5	19,7 × 24,0	12,8 × 13,5
	Самцы в возрасте 1017 дней		Самки в возрасте 1017 дней	
Червь	20,0 × 24,1	12,4 × 13,1	20,5 × 24,5	13,3 × 13,5
Полушария	19,2 × 24,8	12,5 × 13,5	20,9 × 24,5	12,8 × 13,3
В среднем	16,0 × 23,5	10,5 × 13,1	17,1 × 22,4	11,4 × 13,5
	18,4 × 24,1	11,8 × 13,2	19,5 × 23,8	12,5 × 13,4

Таблица 175

Средние размеры подкорковых ядер у человека (Стальмасяк, 1954)

К гл. IX, § 1

Размеры	Большой мозг	Хвостатое тело	Скорлупа	Бледный шар	
				наружная часть	внутренняя часть
<i>Объем (в см³):</i>					
левых	617,8	8,208	7,120	1,59	0,62
правых	621,2	8,601	6,711	1,59	0,58
<i>Поверхность (в см²):</i>					
левых	—	22,8	17,8	6,7	3,3
правых	—	22,9	17,1	6,7	3,1
<i>Длина (в см):</i>					
левых	16,1	—	4,0	2,6	
правых	16,2	—	3,8	2,6	

Таблица 176

Объем корковых и подкорковых формаций двигательного анализатора
■ процессе развития у человека, в % к объему у взрослого
(Л. А. Кукуев, 1955)

К гл. IX, § 1

Формация	Возраст			
	22 недели внутриутроб- ного периода	Новорож- денный	ребенок 7 лет	взрослый
Поле 4	7	22	84	100
» 6	—	10	76	100
Стриатум	6	19	94	100
Паллидум наружный	8	25	98	100
» внутренний	7	32	99	100
Люисово тело	22	65	94	100
Красное ядро	—	37	94	100
Черное вещество	14	39	94	100

Таблица 177

Объем базальных узлов одного полушария у человека
и у приматов (Харман и Карпентер, 1950)

К гл. IX, § 1

Вид	Объем базальных узлов (в мм ³)	Объем базальных узлов (в %)		
		хвостатое тело	скорлупа	бледный шар
Galago d.	36,75	50,6	38,9	10,5
Perodicticus potto	161,42	42,1	42,4	15,5
Macaca mulatta	980,0	35,6	48,3	16,1
Cercocebus torquatus atys	1 263,5	38,8	46,5	14,7
Cebus fatuellus	821,8	32,2	56,0	11,8
Ateles ater	1 765,4	31,0	55,0	14,0
Pan satyrus	2 775,3	33,9	56,2	9,9
Homo T-4	14 912,0	35,3	44,9	19,8

Продолжение табл. 177

Вид	Объем бледного шара (в мм ³)	Объем отделов бледного шара (в %)	
		наружный	внутренний
Galago d.	3,86	69,9	31,1
Perodicticus potto	24,92	63,4	36,6
Macaca mulatta	158,0	61,0	39,0
Cercocebus torquatus atys	185,5	65,7	34,3
Cebus fatuellus	96,8	64,2	35,8
Ateles ater	245,4	69,0	31,0
Pan satyrus	273,3	66,0	34,0
Homo T-4	2 952,0	66,8	33,2

Таблица 178

Площадь поперечного сечения спаечных систем у лемуров
и ежа, в мм² (Бошо и Стефан, 1961)

К гл. IX, § 2

	Chiasma opt.	Corpus callosum	Commissura anterior	Commissura molle
<i>Лемуры</i>				
Galago	0,789	3,235	0,375	9,08
Tupaia	4,124	3,287	0,357	10,84
Erinaceus — Еж	0,248	1,856	0,865	7,09

Таблица 179

Каллозо-бульбарный индекс (Антони, 1938)

К гл. IX, § 3

Вид	Индекс	Вид	Индекс
Человек	3,12	Дельфин	0,93
Шимпанзе	1,79	Волк	0,89
Гамадрил	1,39	Дикая лошадь	0,70
Мартышка	1,19	Лев	0,67
Слон	1,11	Лиса	0,62
Бурый медведь	1,07	Гиппопотам	0,56
Белый »	1,06	Лемур	0,32

Таблица 180

Объем коры одного полушария большого
мозга человека

К гл. X, § 1

Автор	Количество наблюдений	Объем, в см ³
Йенсен (1875)	6	255 ± 30
Ягер (1914)	2	283 ± 6,2
Розе (1935)	1	155
Шерифф (1953)	1	115,2

Таблица 181

Соотношение объемов кониокортикальной, агранулярной и зуламинарной коры ■ ряду приматов (Шэрифф, 1953)

К гл. X, § 1

Вид	см ³				Процент			
	К	А	Е	Т	К	А	Е	Т
Долгопят	0,108	0,060	0,225	0,393	28	15	57	100
Игрунка	0,160	0,166	0,650	0,976	17	17	66	100
Мартышка	1,430	1,560	6,880	9,870	14	15	71	100
Шимпанзе	1,750	5,610	35,60	41,960	4	13	83	100
Человек	3,61	13,85	97,74	115,20	3	12	85	100

К — кониокортекс; А — агранулярная кора; Е — зуламинарная кора;
Т — общий объем всей коры большого мозга ■ одном полушарии.

Таблица 182

Поверхность коры большого мозга человека

К гл. X, § 2

Авторы	Размер поверхности (в см ²)	Авторы	Размер поверхности (в см ²)
Краус, Даусон, Вейль (1928)	1622	Скэммон и Хесдорфер (1935)	1560
Зиве (1931)	1600	И. Н. Филимонов (1949) . .	1670,6

Таблица 183

Основные зоны коры и цитоархитектонические области
(в % от общей поверхности мозга)
(Н. И. Филимонов, 1949)

К гл. X, § 2

Формация	Процент	Формация	Процент
Основные зоны		Цитоархитектонические области	
Палеокортекс (древняя кора)	0,6	Затылочная	12,0
Перипалеокортекс	0,3	Нижняя теменная	7,7
Архикортекс (старая кора) . .	2,2	Верхняя теменная	8,4
Периархикортекс	1,3	Постцентральная	5,4
Неокортекс (новая кора) . . .	95,6	Прецентральная	9,3
		Лобная	23,5
		Височная	23,5
		Островковая	1,8
		Лимбическая	4,0

Таблица 184
Поверхность коры височной области мозга человека и ее подобластей в десяти правых и десяти левых полушариях, в см² (С. М. Блинков, 1940)

К гл. X, § 2

Межуточная височная подобласть

Базальная височная подобласть

Средняя височная подобласть

Верхняя височная подобласть

Вся височная кора

Таблица 184

Поверхность коры височной области мозга человека и ее подобластей в десяти правых и десяти левых полушариях, в см^2 (С. М. Блинков, 1940)

К гл. X, § 2

№ мозга	Вся височная кора		Верхняя височная подобласть		Средняя височная подобласть		Базальная височная подобласть		Межуточная височная подобласть	
	правая	левая	правая	левая	правая	левая	правая	левая	правая	левая
1	199,56	220,19	24,10	29,87	26,82	21,80	48,03	52,61	100,61	115,91
2	197,14	193,94	28,54	26,53	31,57	31,82	42,93	41,80	94,10	93,79
3	190,41	200,31	28,97	28,62	28,50	30,33	46,77	46,99	86,17	94,37
4	162,87	180,21	23,27	24,35	34,33	32,61	28,77	32,62	76,50	90,63
5	216,13	198,68	31,27	24,60	22,72	27,11	44,32	37,71	117,82	109,26
6	227,78	224,92	47,02	38,90	20,19	29,52	44,21	39,62	116,36	114,17
7	238,39	223,13	33,50	27,73	32,42	31,84	58,72	49,00	113,75	114,56
8	180,80	175,95	24,27	21,33	22,33	16,55	36,60	47,54	97,60	90,53
9	150,27	150,46	22,88	30,11	21,00	19,75	25,65	32,52	80,74	68,08
10	168,77	172,35	32,13	41,21	24,42	30,48	39,26	39,63	72,96	61,03

Таблица 185

Размер поверхности коры обоих полушарий ■ онтогенезе
(Хесдорфер и Скэмон, 1935)

К гл. X, § 2

Возраст	Поверхность (в см ²)	Интрасуль- кальный компонент (в %)	Поверхность (в %) к полу- шариям мозга взрослого	Степень увеличения
3,7 л. м. ¹	19,7—20,0	22,0	1,0	1
4,5 » »	58,9	20,0	4	3
4,7 » »	49,2	12,2	3,1	2,9
5,9 » »	105,0	35,7	6	5,3
7,2 » »	184,2	31,3	11	9,4
8,1 » »	176,0	40,8	11	9,0
Новорожденные	679,3	66,2	42	34,6
»	716,2	66,3	44	36,5
2 месяца	724,1	65,5	44	37,0
4 »	954,1	65,2	58	48,7
5,3 »	944,1	68,7	58,0	48,0
2 года	1666,4	72,55	100	83,4
26 лет	1635,3	67,2	100	
44 года	1610,1	64,6	100	

¹ л. м. — лунные месяцы.

Таблица 186

Интрасулькальный компонент лобной и нижней теменной областей
(в %) в онтогенезе человека (Е. П. Кононова, 1948;
И. А. Станкевич, 1947)

К гл. X, § 2

Возраст	Нижняя теменная область	Лобная область	Возраст	Нижняя теменная область	Лобная область
6,5 л. м.	29,0	16	Новорожденный	60—63	50,5
7,5 » »	14	9	2 месяца	69	68
8 » »	39,5	29—30	Взрослый	69—70	66—68

Таблица 187

Размер поверхности правого и левого полушарий мозга человека
в период после рождения (И. А. Станкевич, 1938)

К гл. X, § 2

Возраст	Поверхность (в см ²)		Степень увеличения	
	правое полушарие (в см ²)	левое полушарие (в см ²)	правое полушарие (в см ²)	левое полушарие (в см ²)
14 дней	269,22	276,49	1	1
11 ¹ / ₂ мес.	470,18	468,06	1,75	1,76
2 года	639,45	613,44	2,40	2,2
7 лет	718,27	721,13	2,7	2,6
13 »	837,99	832,77	3	3,0

Таблица 188

Соотношение между ростом поверхности коры и объемом
большого мозга (Зиве, 1931)

К гл. X, § 2

Возраст	Поверхность, ■ см ² (S)	Объем мозга, ■ см ³ (V)	$\frac{S}{V}$
4 л. м.	20	5	4
5 » »	18,10	8	2,2
6 » »	105	57	1,8
8 » »	147,6	100	1,5
Новорожденные	698	330	2,1
4 месяца	954	455	2,0
2 года	1569	955	1,6
Взрослые	1600	1000	1,6

Таблица 189

Рост поверхности различных областей коры большого мозга
(составлена И. И. Глезером по данным, опубликованным сотрудниками
Института мозга АМН СССР)

К гл. X, § 2

Возраст	Затылочная			Нижнетеменная			Верхнетеменная		
	см ²	%	СУ	см ²	%	СУ	см ²	%	СУ
6 л. м.	—	—	—	2,43	3,1	—	—	—	—
7,5 л. м.	—	—	—	4,19	5,3	—	—	—	—
8 л. м.	—	—	—	6,69	8,5	—	—	—	—
Новорожденные	21,1	33,7	1	10,91	13,40	1	11,1	15,5	1
2 месяца 11 дней	—	—	—	26,03	33,4	2,6	—	—	—

Продолжение табл. 189

Возраст	Затылочная			Нижнетеменная			Верхнетеменная		
	см ²	%	СУ	см ²	%	СУ	см ²	%	СУ
5 ¹ / ₂ мес.	27,9	26,5	1,3	26,95	34,2	2,7	31,1	43,5	2,8
11 ¹ / ₂ »	58,3	55,4	2,8	34,98	44,5	3,5	40,9	57,2	3,7
2 года	74,1	70,4	3,5	58,75	74,7	5,9	53,2	74,4	4,8
4 »	86,5	82,2	4,1	50,63	64,3	5,1	52,4	83,1	5,4
7 лет	88,5	84,1	4,2	62,92	80,0	6,3	65,1	91,1	5,8
Взрослый	105,2	100	5,0	78,7	100	7,9	71,5	100	6,4

Продолжение табл. 189

Возраст	Височная область			Лобная область		
	см ²	%	СУ	см ²	%	СУ
6 л. м.	4,35	2,4	—	9,58	4,6	—
7,5 л. м.	10,90	5,97	—	11,56	5,5	—
8 л. м.	13,2	7,2	—	17,53	8,4	—
Новорожденные . . .	24,6	12,5	1	23,3	11,1	1
2 месяца 11 дней . .	—	—	—	83,2	40,0	3,6
5 ¹ / ₂ мес.	79,9	40,6	3,2	76,1	36,6	3,2
11 ¹ / ₂ »	89,3	45,4	3,6	87,9	47,1	4,2
2 года	134,8	68,6	5,5	151,3	72,8	6,6
4 »	144,4	73,4	5,9	165,7	79,7	7,2
7 лет	170,6	86,3	7,0	193,6	93,1	8,4
Взрослый	196,7	100	8,0	207,8	100	9,0

Размеры областей представлены ■ см² и в % к величине той же области у взрослого, СУ — степень увеличения.

Таблица 190

Поверхность областей коры большого мозга у новорожденного и взрослого человека, ■ % к поверхности полушария (В. А. Абовян, А. С. Арутюнова, Ф. А. Бразовская, И. И. Глезер, Т. М. Мохова, 1959, 1961; Е. П. Кононова, 1948; В. М. Минаева, 1948; Л. А. Кукуев, 1955; Н. С. Преображенская, 1948, 1961; И. А. Станкевич, 1948, 1961)

К гл. X, § 2

Область	Новорожд.	Взрослый	Разница
Лобная	15,2	24,8	+9,6
Височная	16,2	23,4	+7,2
Нижняя теменная	6,7	9,3	+2,6
Верхняя »	7,3	7,6	+0,3
Затылочная	13—14	12,5—13	0
Прецентральная	10,6	9,2	-1,8
Островковая	3,4	2,1	-1,3

Таблица 191

Рост поверхности подобластей (п/о) височной области мозга
в процессе развития у человека (В. А. Абовян, А. С. Арутюнова,
Ф. А. Бразовская, И. И. Глезер, Т. М. Мохова, 1959, 1961)

К гл. X, § 2

Возраст	Верхняя височная п/о (TS)			Средняя височная п/о (TM)		
	см ²	% к поверх- ности всего полушария в том же воз- расте	% к поверх- ности у взрослого	см ²	% к поверх- ности всего полушария в том же воз- расте	% к поверх- ности TM у взрослого
6 л. м.	201,0	4	7	58	2,2	2,2
7 л. м.	269,0	4,4	9	194	3	7,3
7,5 л. м.	358,0	4,0	12	213	2,4	7,9
Новорожденные	632,2	4,0	22,0	388	2,8	14,3
6 месяцев	1366,0	4,5	47,0	526,9	1,6	19,1
1 год	1600,1	4,1	55,0	539,6	1,2	19,3
2 года	2322,6	3,5	80,0	948,6	1,6	35,0
4 »	2560,2	3,6	88,0	1049,4	1,4	38
7 лет	2705,3	3,6	93,0	2475,0	3,4	91,6
Взрослый	2907,0	3,7	100	2708,8	3,1	100

Продолжение табл. 191

Возраст	Нижняя височная п/о (TV)			Теменно-височно-затылочная п/о (TPO)		
	см ²	% к поверх- ности всего полушария в том же воз- расте	% к поверх- ности TV у взрослого	см ²	% к поверх- ности всего полушария в том же воз- расте	% к поверх- ности TPO у взрослого
6 л. м.	176,0	3,6	5,7	—	—	—
7 л. м.	327,0	5,3	10,7	249,9	4,0	2,6
7,5 л. м.	386,0	4,4	12,0	358,4	2,8	2,1
Новорожденные .	532,4	3,9	17,3	911,7	6,0	10,0
6 месяцев	1601,4	4,3	52,0	4491,2	11,6	44,3
1 год	1961,8	4,0	63,0	4824,9	10,2	50,4
2 года	2644,0	4,0	85	7568,8	12,3	77,9
4 »	2718,6	4,0	88,0	8107,7	11,4	83,1
7 лет	2937,0	4,0	95,0	8941,4	12,4	93,7
Взрослый	3070,0	4,0	100	9553,0	13,2	100

Поверхность новой, древней, старой и межуточной коры одного полушария в сравнительноанатомическом ряду млекопитающих

(И. Н. Филимонов, 1949)

К гл. X, § 3

Вид	Общая поверхность (в мм ²)	Неокортекс		Палеокортекс		Архикортекс		Межуточная кора	
		мм ²	%	мм ²	%	мм ²	%	мм ²	%
Человек	83 591	80 202	95,9	480	0,6	1863	2,2	1045	1,3
Шимпанзе	24 353	22 730	93,3	325	1,3	783	3,3	515	2,1
Макак	6 940	6 456	93,0	94	1,4	282	4,0	108	1,6
Игрунка	982	837	85,3	28	2,8	86	8,7	31	3,1
Дельфин	46 427	45 696	97,8	438	0,9	386	0,8	206	0,4
Тюлень	15 136	14 284	94,4	266	1,8	337	2,2	249	1,6
Собака	6 523	5 480	84,2	447	6,8	416	6,3	179	2,7
Муравьед	4 489	2 566	57,2	—	—	—	—	255	5,6
Кенгуру	3 964	2 742	69,2	371	9,3	568	14,4	282	7,1
Кролик	843	471	56,0	118	14,0	201	23,8	53	6,2
Еж	254	82	32,4	76	29,8	51	20,2	45	17,6

Таблица 193

Поверхность коры одного полушария большого мозга в ряду приматов, в см² (И. И. Глезер, 1958 — по материалам Института мозга)

К гл. X, § 3

Вид	Правое полушарие	Левое полушарие
Человек — Homo sapiens	838,6	840,0
Шимпанзе — Antropopithecus sp.	284,4	276,2
Гиббон — Hylobates sp.	83,9	82,19
Павиан — Papio hamadryas	135,9	120,8
Марышка — Cercopithecus sp.	73,40	86,6
Игрунка — Napale sp.	17,5	18,6

Размер поверхности
у приматов (в см²)
(С. М. Блинков,
С. М. Блинков и
и)

Вид	Затылок	
	П	Л
Человек	103,1	103,1
Шимпанзе	—	—
Оранг	47,4	—
Гиббон	—	—
Павиан	—	—
Марышка	22,68	—
Макак	—	—

Вид	Височная	
	П	Л
Человек	193,2	194,0
Шимпанзе	40,3	45,9
Оранг	56,9	56,9
Гиббон	13,8	13,8
Павиан	—	—
Марышка	14,3	13,5
Макак	—	—

ИК — интрасулькулярное
все полушарие.

Размеры поверхности

Вид
Человек
Орангутан
Марышка
Галаго

Таблица 194

Размер поверхности некоторых областей новой коры мозга у приматов (в см^2 и в % к величине всей поверхности полушария)

(С. М. Блинков, 1955; И. И. Глезер, 1958; И. А. Станкевич, 1938; С. М. Блинков и С. П. Чернышев, 1938; И. Н. Филимонов, 1949; Е. П. Кононова, 1962)

К гл. X, § 3

Вид	Затылочная область				Нижнетеменная область				Лимбическая область			
	П	Л	ИК	%	П	Л	ИК	%	П	Л	ИК	%
Человек	103,1	107,4	—	12	78,8	78,6	—	7,7	17,2	—	—	2,1
Шимпанзе	—	—	—	—	8,0	7,6	51,2	2,6	9,0	9,2	40,4	3,1
Оранг	47,4	—	—	21,5	8,6	7,7	54,8	2,7	9,3	8,9	41,7	3,0
Гиббон	—	—	—	—	0,6	0,5	50,5	0,5	2,7	2,6	39,3	3,1
Павиан	—	—	—	—	0,5	0,6	64,5	0,4	5,0	4,8	45,7	3,8
Мартышка	22,68	—	—	24,0	0,3	0,3	53,0	0,4	3,1	3,2	40,0	4,2
Макак	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Продолжение табл. 194

Вид	Височная область				Прецентральная область				Лобная область			
	П	Л	ИК	%	П	Л	ИК	%	П	Л	ИК	%
Человек	193,2	194,0	70	23	62,5	—	57	8,4	208	207,5	64,2	24,4
Шимпанзе	40,3	45,9	—	18	30,6	—	43	7,6	39,9	—	55	14,5
Оранг	56,9	56,9	63	18,6	41,97	—	37	7,6	32,5	—	57	13,7
Гиббон	13,8	13,8	57	16,6	6,22	—	37	7,5	11,3	—	42	13,7
Павиан	—	—	—	—	8,45	—	27	6,8	14,7	—	43	12,2
Мартышка	14,3	13,2	54,55	17	6,71	—	19	8,3	—	—	39	12,4
Макак	—	—	—	—	—	—	—	—	10,2	—	—	—

ИК — интрасулькальный компонент (в %); П — правое полушарие; Л — левое полушарие.

Таблица 195

Размеры поверхности полей затылочной области в ряду приматов (И. Н. Филимонов, 1949)

К гл. X, § 3

Вид	Затылочная область (в см^2)	Поля					
		17		18		19	
		см^2	%	см^2	%	см^2	%
Человек	104,9	26,13	25,4	39,48	37,7	38,9	36,9
Орангутан	47,4	18,76	39,6	14,47	30,5	14,17	29,9
Мартышка	22,68	9,33	41,1	7,25	32,2	6,09	26,7
Галаго	11,97	0,79	66,0	0,30	25,4	0,10	8,6

Размеры поверхности полей прецентральной области
в ряду приматов (И. И. Глезер, 1958)

К гл. X, § 3

Вид	Прецентральная область		Поле 4		Поле 6	
	см ²	в % к поверхности полушария	см ²	в % к поверхности прецентральной области	см ²	в % к поверхности прецентральной области
Человек	62,45	8,4	7,34	12	55,1	88
Шимпанзе	30,61	7,6	8,94	29,8	21,7	70,2
Орангутан	41,97	7,6	13,57	33	28,4	67
Гиббон	6,22	7,5	3,04	49	3,18	51
Павиан	8,45	6,8	4,83	58	3,63	42
Мартышка	6,71	8,3	4,64	69	2,1	31
Игрунка	1,01	5,5	0,80	79	0,21	21

Размеры поверхности лобной и прекоронарной области (в %) к всей поверхности коры большого мозга у хищных
(В. М. Светухина, 1959)

К гл. X, § 3

Вид	Лобная	Прецентральная	Поле III	Поле 4
Медведь — Ursus	6,8	15,8	51,6	48,4
Барсук — Meles	10,2	16,2		
Собака — Canis	8,7	8,5	54,2	45,8
Кошка — Felis	3,1	12,1	24,8	75,2

Поверхности полей 4 и поле 6 даны в % к поверхности прецентральной области.

Абсолютные и относительные размеры поверхности коры лимбической области у хищных (А. С. Чернышев, 1938)

К гл. X, § 3

Вид	Лимбическая область	
	см ²	в % к поверхности коры полушария
Медведь — Ursus	10,38	4,9—6,0
Куница — Martes	3,06	7,5—9,6
Собака — Canis	5,7	6,5—9,9
Кошка — Felis	7,7	5,7—6,7

Таблица 196

Размер поверхности

Pipistrellus pipistrellus
Myotis daubentonii
Eptesicus myotis
Myotis myotis
Rousettus leschenaulti
Pteropus giganteus

Ширина коры в раз
Средняя величина из ш

Таблица 197

Слой	Затылочная область
I	
II	0,21
III	0,10
IV	0,8
V	0,36
VI—VII	0,33
Сумма	0,56
	2,36

Таблица 198

Ширина коры и к

Вид	Ширина коры (в мм)
Мышь	0,81
Крыса	1,26

Таблица 199

Размер поверхности различных областей коры большого мозга
рукокрылых (Лютгемейер, 1962)

К гл. X, § 3

Вид	Абсолютная величина по- верхности коры (в см ²)	Неоко- текс (в %)	Бикортекс (в %)	Шизоко- текс (в %)	Семико- текс (в %)
Pipistrellus pipistrellus	0,292	35,6	33,3	12,0	19,1
Myotis daubentoni	0,644	36,1	33,6	13,3	17,0
Eptesicus myotis	0,603	37,4	32,8	11,9	17,9
Myotis myotis	0,771	—	27,5	12,5	17,3
Rousettus leschenaulti	2,228	54,4	23,7	6,7	15,6
Pteropus giganteus	7,741	66,9	16,7	5,4	12,6

Таблица 200

Ширина коры в разных областях неокортекса у человека.
Средняя величина из ширины полей, составляющих область, в мм
(И. И. Глезер, 1959)

К гл. X, § 4

Слон	Затылочная область	Нижняя те- менная об- ласть	Постцентральный область	Височная область	Прецентральный область	Лобная об- ласть	Островковая область	Лимбическая область
I	0,21	0,20	0,15	0,18	0,2	0,18	0,235	0,22
II	0,10	0,19	0,19	0,09	0,15	0,12	0,17	0,14
III	0,8	0,85	0,45	0,88	1,2	0,88	0,90	0,66
IV	0,36	0,30	0,20	0,12	—	0,12	0,18	0,10
V	0,33	0,54	0,25	0,49	0,55	0,54	0,61	0,45
VI—VII	0,56	0,75	0,35	0,85	1,15	0,71	0,9	0,75
Сумма	2,36	2,8	1,59	2,71	3,01	2,60	3,0	2,32

Таблица 201

Ширина коры и количество клеток в корковой колонке
у грызунов (Бок, 1959)

К гл. X, § 4

Вид	Ширина коры (в мм)	Количе- ство кле- ток в ко- лонке	Вид	Ширина коры (в мм)	Количе- ство кле- ток в ко- лонке
Мышь	0,81	398	Морская свинка	1,82	450
Крыса	1,26	408	Кролик	1,74	351

Таблица 202

Ширина коры большого мозга собаки, в мм
(И. И. Глезер, 1959)

Слой	Поля (по атласу О. С. Адрианова и Т. А. Меринг, 1959)			
	<i>Prc₁</i>	<i>Pc₃</i>	<i>T₄</i>	<i>O₁</i>
I	0,20	0,16	0,25	0,14
II	0,15	0,07	0,15	0,09
III	0,55	0,44	0,53	0,28
IV	0,17	0,10	0,27	0,28
V	0,47	0,37	0,58	0,21
VI + VII	0,50	0,49	0,47	0,28
Общая ширина	2,04	1,63	2,25	1,28

Таблица 203а

Размеры ганглиозных клеток в затылочной области у взрослого человека, в мк (И. И. Филимонов и др., 1948, 1949)

К гл. II, § 1

Слой	Поле		
	17	18	19
II	8—16	—	—
III	16—20	32/24/III ^a	32/24/III ^a
IV ^a	8—12	—	—
IV ^b	8—12	8—12	8—12
IV ^c	—	—	—
V	16—28/24	32/20	40/24
VI + VII	16	16	—

Таблица 203б

Размеры ганглиозных клеток в нижней теменной области у взрослого человека, в мк (И. А. Станкевич, 1938)

К гл. II, § 1

Слой	Поле	
	40	39
II	8—10	10—12
III ^a	18—20/10	16—20/10
III ^b	24—28/16	20—24/12
III ^c	30—32/16	32—36/16 (до 40/16)
IV	8—12	10—12
V	20—24/16	20—24/16 (12—16)
VI + VII	16—20	16—20

Размеры коры

Слой	<i>M_y</i>	<i>z_y</i>	
II	13,53	2,758	20
III ^a	18,28	3,260	17
III ^b	21,36	4,00	18
III ^c	26,37	7,662	29
IV	24,00	7,065	29
V	23,30	7,944	34
VI	23,92	5,291	24
П. Б.	55,95	10,61	18,9

II	13,81	2,610	18,9
III ^a	20,25	3,470	17,1
III ^b	21,83	3,646	16,7
III ^c	27,50	6,963	25,3
IV	23,87	6,710	28
V	23,90	4,758	19,9
VI	23,48	4,645	19,3

II	12,31	3,452	28,0
III ^a	18,31	4,065	22,3
III ^b	24,49	5,547	22,6
IV	30,32	7,130	23,3
V	17,60	4,323	25,3
VI	26,18	5,108	19,3
	25,29	5,355	21,1
	26,39	5,097	19,3

II	14,29	2,426	16,9
III ^a	17,64	2,527	13,3
III ^b	26,11	4,944	18,3
IV	36,26	7,278	20,3
V	16,42	2,550	15,3
VI	25,76	4,576	17,3
	27,74	4,645	16,3
	24,98	3,533	14,3

M_y — средняя арифметическая размер. Все размеры П. Б. — пирамиды

Размеры корковых пирамидных клеток у взрослого человека
(И. И. Глезер, 1959)

Слой	Длина (в мк)					Ширина (в мк)				
	M_y	σ_y	V_y	min	max	M_x	σ_x	V_x	min	max

Поле 4

II	13,53	2,758	20,38	8,84	17,80	10,25	2,310	22,51	4,36	16,46
III ¹	18,28	3,260	17,83	9,50	26,1	13,17	2,218	16,99	8,43	19,70
III ²	21,36	4,00	18,74	12,82	29,42	15,84	3,024	19,09	8,43	25,32
III ³	26,37	7,662	29,05	11,16	42,70	17,37	5,210	30,00	8,84	31,08
V ¹	24,00	7,065	29,40	11,16	42,70	18,26	5,952	32,60	7,18	34,40
V ²	23,30	7,944	34,08	11,16	44,36	19,45	6,180	31,76	8,84	32,74
VI	23,92	5,291	24,12	12,82	41,04	11,50	3,517	30,58	5,52	19,46
П. Б.	55,95	10,61	18,97	41,94	91,90	33,00	10,10	30,59	19,36	70,97

Поле 6

II	13,81	2,610	18,90	9,50	19,46	9,33	2,104	22,56	5,52	14,48
III ¹	20,25	3,470	17,12	11,16	27,76	12,82	2,388	18,62	7,18	16,14
III ²	21,83	3,646	16,70	1,16	29,42	15,60	3,381	21,68	9,50	24,44
III ³	27,50	6,963	25,32	14,18	44,36	17,76	3,888	21,88	9,50	27,76
V ¹	23,87	6,710	28,11	11,16	46,02	17,40	4,947	28,42	8,84	27,76
V ²	23,90	4,758	19,90	12,82	36,06	18,37	4,742	25,81	9,50	31,08
VI	23,48	4,645	19,78	11,16	34,40	11,81	2,404	20,35	7,18	17,80

Поле 8

II	12,31	3,452	28,05	5,52	19,46	9,61	2,081	21,65	5,52	14,48
III ¹	18,31	4,065	22,21	9,50	27,76	13,24	2,564	19,37	7,18	19,46
III ²	24,49	5,547	22,65	14,48	34,40	15,58	3,779	24,29	7,18	21,12
III ³	30,32	7,130	23,59	14,48	44,36	19,72	4,476	22,70	9,50	29,42
IV	17,60	4,323	25,43	7,18	27,76	10,63	2,945	27,96	5,52	16,14
V ¹	26,18	5,108	19,51	12,82	36,06	19,79	5,073	25,63	7,18	29,42
V ²	25,29	5,355	21,17	12,82	34,40	20,21	4,952	24,50	8,84	31,08
VI	26,39	5,097	19,32			14,23	3,468	24,38		

Поле 44

II	14,29	2,426	16,97	8,84	17,80	9,03	1,587	17,57	5,52	12,82
III ¹	17,64	2,527	13,47	11,16	22,78	10,81	2,192	20,28	7,18	16,14
III ²	26,11	4,944	18,93	16,14	36,06	13,69	2,884	21,06	9,50	21,12
III ³	36,26	7,278	20,09	21,12	49,84	17,53	3,826	21,82	9,50	26,10
IV	16,42	2,550	15,00	9,50	22,78	10,45	1,834	17,55	7,55	14,48
V ¹	25,76	4,576	17,76	16,14	36,06	15,78	3,742	23,72	7,18	24,44
V ²	27,74	4,645	16,69	19,46	37,72	20,20	4,813	23,83	8,84	31,08
VI	24,98	3,533	14,14	16,14	32,74	11,36	2,189	19,27	7,18	16,14

M_y — средняя арифметическая величина длины клеток; M_x — средняя арифметическая ширина клетки; V_x , V_y — коэффициенты вариации; σ_x , σ_y — средние квадратические отклонения; min , max — пределы колебания размеров. Все размеры даны в микронах.

П. Б. — пирамидные гигантские клетки Беца.

Продолжение табл. 204

Слой	Длина (в мк)					Ширина (в мк)				
	M_y	σ_y	V_y	min	max	M_x	σ_x	V_x	min	max

Поле 45

II	13,92	2,082	14,96	9,50	17,80	9,55	1,928	20,14	5,52	14,48
III ¹	19,69	3,556	18,06	12,82	29,42	11,92	2,174	18,24	8,84	17,80
III ²	28,84	45,47	15,77	19,46	41,04	14,19	2,750	19,38	7,18	19,46
III ³	32,29	5,945	18,41	21,12	49,84	14,60	2,650	18,16	9,50	21,12
IV	17,00	3,634	20,79	9,50	24,44	9,08	1,773	19,52	5,52	12,82
V ¹	26,25	5,466	20,82	14,48	37,72	12,36	2,448	19,81	7,18	17,80
V ²	25,68	5,031	19,59	14,48	39,38	12,84	3,098	24,13	5,52	19,46
VI	26,89	5,795	21,55	14,48	37,72	8,92	2,753	30,37	5,52	16,14

Поле 9

II	16,58	3,470	20,92	9,50	22,78	10,89	2,882	26,47	5,52	16,14
III ¹	20,60	3,884	18,86	12,82	27,76	12,61	2,232	22,57	7,18	19,46
III ²	25,61	4,994	19,50	14,48	34,40	16,12	3,566	22,12	7,18	24,44
III ³	30,44	5,247	17,24	17,80	39,38	18,16	3,028	16,69	9,50	24,44
IV	16,30	2,637	15,57	11,16	22,78	10,61	1,663	15,67	7,18	4,48
V ¹	25,89	4,713	18,21	14,48	36,06	17,21	3,716	21,59	9,50	27,76
V ²	26,55	5,170	19,47	14,48	42,70	15,82	3,165	20,00	8,84	21,12
VI	25,79	4,270	16,55	17,80	37,72	12,58	2,181	17,33	8,84	16,74

Поле 10

II	15,58	2,573	16,51	8,84	21,12	9,77	2,078	21,26	5,52	14,48
III ¹	20,37	3,602	17,68	12,82	29,42	12,69	2,329	18,35	7,18	17,80
III ²	28,55	4,716	16,52	17,80	41,04	17,78	2,787	15,68	9,50	22,78
III ³	32,60	6,152	18,84	21,12	49,84	18,60	3,649	19,62	9,50	26,10
IV	17,20	3,003	17,47	9,50	27,76	10,74	2,200	20,46	7,18	16,14
V ¹	25,23	4,076	16,16	14,48	36,06	16,18	4,097	25,33	9,50	29,42
V ²	25,48	4,558	17,89	16,15	34,40	15,67	3,582	22,83	8,84	26,10
VI	26,21	5,081	19,39	14,48	36,06	10,39	2,286	92,00	5,52	16,14

Таблица 205
Объем (в мк³) пирамидных клеток коры взрослого человека
(И. И. Глезер, 1959)

Поле	Слой							
	II	III ¹	III ²	III ³	IV	V ¹	V ²	VI
4	371,34	828,88	1 403,4	2 082,98	—	2 095,03	2 310,61	827,12
6	314,06	872,0	1 389,95	2 270,73	—	1 892,19	2 103,17	855,67
8	296,99	878,89	1 552,57	3 186,73	502,63	2 492,86	2 706,91	1 400,81
9	515,64	858,09	1 742,12	2 627,86	481,19	2 019,21	1 788,1	1 068,46
10	388,51	860,07	2 362,80	2 952,59	519,69	1 729,24	1 635,94	739,43
45	331,63	731,99	1 518,23	1 801,92	366,94	1 049,82	1 108,46	560,04
44	304,38	540,67	1 279,35	2 973,94	468,50	1 679,29	296,05	843,90

Размеры клеток коры
и коэффициенты

Слой

М

III

III¹

III²

III³

IV

V

VI

Слой

М

III

III¹

III²

III³

IV

V

VI

М — средняя арифметическая

Динамика изменения
после рождения

Возраст

Новорожденный
3 месяца
6 месяцев

1 год
1 год 7 месяцев
2 года

5 лет 6 месяцев
7 лет
12 лет
18 лет

13

С. М. Блинок

Таблица 206

Размеры клеток коры большого мозга взрослого человека (в $\mu\text{м}$)
и коэффициенты вариации, в % (К. Резников, 1962)

Слой	Поля					
	22					
	Длина			Ширина		
	M	T	V	M	T	V
III	17,31	$\pm 0,45$	18	6,95	$\pm 0,23$	24
III ¹	25,05	$\pm 0,45$	9	12,48	$\pm 0,36$	14
III ²	28,33	$\pm 0,88$	155	13,29	$\pm 0,39$	14,5
III ³	34,71	$\pm 1,71$	24,6	15,93	$\pm 0,76$	24
IV	16,43	$\pm 0,47$	19	9,45	$\pm 0,25$	20
V	30,05	$\pm 0,76$	18	15,81	$\pm 0,47$	21
VI	27,19	$\pm 0,62$	16	13,43	$\pm 0,38$	19,7

Продолжение табл. 206

Слой	Поля					
	39					
	Длина			Ширина		
	M	T	V	M	T	V
III	12,95	$\pm 0,27$	15	9,19	$\pm 0,23$	18
III ¹	20,59	$\pm 0,87$	13	14,31	$\pm 0,38$	21
III ²	22,5	$\pm 0,98$	20	14,86	$\pm 0,62$	21
III ³	26,05	$\pm 1,12$	18,6	15,86	$\pm 0,59$	21,6
IV	12,48	$\pm 0,31$	18	8,05	$\pm 0,26$	23
V	23,24	$\pm 1,09$	33	12,67	$\pm 0,42$	24
VI	20,67	$\pm 0,65$	16	12,86	$\pm 0,41$	22,6

M — средняя арифметическая; T — ее ошибка; V — коэф. вариации.

Таблица 207

Динамика изменения длины (в $\mu\text{м}$) пирамидных клеток коры
после рождения у человека (И. И. Глезер, 1959)

К гл. XI, § 2

Возраст	Слой							
	II	III ¹	III ²	III ³	IV	V ¹	V ²	VI
Поле 4								
Новорожденный	8,45	12,5	14,11	15,55	15,32	16,34	17,29	36,84
3 месяца	8,50	11,39	13,26	17,61	15,09	16,87	15,05	32,65
6 месяцев	8,42	10,98	12,93	16,10	14,89	16,94	16,94	36,53
10 "	9,11	12,31	15,02	16,41	15,92	18,07	17,70	41,04
1 год 7 месяцев	8,42	12,10	13,53	16,95	13,78	18,94	16,24	40,50
2 1/2 года	10,43	14,42	15,89	18,59	16,05	18,29	17,86	48,25
5 лет 6 месяцев	10,50	15,15	17,60	19,65	17,03	19,80	17,81	47,60
7 "	10,04	14,10	17,76	19,92	17,31	22,68	19,73	59,64
12 "	13,02	18,02	21,03	23,56	22,76	25,97	22,20	59,98
18 "	13,53	18,28	21,36	26,37	24,00	23,00	23,92	55,95

Возраст	Слон							
	II	III ₁	III ₂	III ₃	IV	V ₁	V ₂	VI
Поле 10								
Новорожденный	7,03	8,98	11,66	13,47	7,45	13,05	14,57	12,63
3 месяца	9,26	12,64	15,40	16,92	10,18	14,30	16,76	15,00
6 месяцев	8,18	12,65	14,54	16,53	9,47	14,88	15,12	15,69
1 год 7 месяцев	8,10	12,76	16,00	18,90	11,44	15,87	17,84	15,26
2 года 6 »	10,31	14,0	17,26	21,26	11,18	17,10	19,39	16,71
5 лет 6 »	11,3	14,62	18,52	22,26	13,02	17,47	19,76	16,70
7 лет	11,65	16,97	21,37	23,80	11,25	19,22	11,11	19,31
12 »	14,76	20,00	24,47	27,00	15,81	23,61	25,34	21,70
18 »	15,58	20,37	28,55	32,60	17,20	25,23	25,48	26,21

Поле 44

Новорожденный	6,66	8,73	10,63	11,95	7,40	11,29	14,32	11,13
3 месяца	9,45	12,42	15,21	17,63	10,29	14,18	16,69	14,87
6 месяцев	8,16	13,44	15,11	16,77	9,99	13,45	15,49	14,10
10 »	9,35	11,70	13,60	15,64	11,15	14,78	16,28	15,33
1 год 7 месяцев	10,34	14,04	17,06	20,73	11,55	18,48	19,39	15,84
2 года 5 »	11,02	14,86	18,68	23,31	10,74	17,68	19,60	16,63
5 лет 6 месяцев	11,00	15,74	19,79	23,86	11,39	17,94	21,05	17,20
7 »	11,78	17,50	21,11	25,32	12,27	20,33	22,84	17,56
12 »	13,86	19,00	23,45	26,89	15,07	23,55	24,66	22,71
18 »	14,29	17,64	26,11	36,26	16,42	25,76	27,74	24,98

Таблица 208

Динамика изменения ширины (в *мк*) пирамидных клеток коры
после рождения у человека (И. И. Глезер, 1959)

К гл. II, § 2

Возраст	Слон							
	II	III ₁	III ₂	III ₃	IV	V ₁	V ₂	VI
Поле 4								
Новорожденный	5,71	8,29	9,56	10,92	10,98	10,69	8,08	11,39
3 месяца	5,98	8,63	10,45	11,52	10,68	10,82	9,10	17,23
6 месяцев	6,61	8,48	9,86	11,35	11,00	12,80	9,48	19,66
10 »	6,79	8,08	11,21	11,77	10,45	12,03	11,23	23,90
1 год 7 месяцев	6,71	8,89	9,82	10,60	10,97	13,82	9,66	21,86
2 года 5 »	7,31	9,29	10,59	11,74	11,31	13,02	9,95	23,05
5 лет 6 »	7,55	10,13	11,68	14,00	12,78	14,74	10,10	28,44
7 »	7,63	9,98	12,56	13,32	12,86	15,27	11,36	29,43
12 »	9,52	12,77	16,12	16,84	16,10	17,23	13,05	36,70
18 »	10,25	13,77	15,84	17,37	18,26	19,45	11,5	33,00

Возраст	Слон							
	II	III ¹	III ²	III ³	IV	V ¹	V ²	VI

Поле 10

Новорожденный	5,45	7,89	9,92	10,77	5,66	9,94	9,19	7,24
3 месяца	7,63	10,32	12,82	12,76	7,97	10,66	10,66	8,84
6 месяцев	6,53	9,84	10,57	11,01	7,05	9,63	9,77	8,30
1 год 7 месяцев	5,89	9,21	11,37	10,71	6,42	10,68	11,90	8,95
2 года 6 »	6,90	9,89	11,87	12,45	8,02	11,71	12,37	10,10
5 лет 6 »	7,72	8,97	11,47	12,19	7,73	11,77	13,22	10,29
7 »	8,45	11,44	14,12	14,72	8,52	12,67	14,70	10,69
12 »	8,79	10,86	12,58	13,18	8,61	12,57	14,97	10,78
18 »	9,77	12,69	17,78	18,60	10,74	16,18	15,67	10,39

Поле 44

Новорожденный	5,53	7,69	10,19	10,34	5,92	8,32	8,57	6,53
3 месяца	7,65	9,78	11,73	11,68	6,87	9,58	10,21	7,92
6 месяцев	6,55	10,01	11,08	11,08	7,35	10,56	10,57	8,01
10 »	6,90	9,34	10,98	12,55	8,28	12,40	13,60	9,65
1 год 7 месяцев	6,87	8,82	10,81	11,92	7,36	12,39	11,83	8,48
2 года 6 »	8,71	11,47	13,48	15,48	8,10	12,86	14,33	9,42
5 лет 6 »	7,71	11,65	11,76	13,68	8,02	12,07	13,71	9,54
7 »	8,29	12,28	13,21	14,25	8,43	14,40	16,90	9,63
12 »	8,76	11,57	14,67	15,49	9,50	15,79	15,40	11,1
18 »	9,03	10,81	13,64	17,53	10,45	15,78	20,2	11,36

Таблица 209

Изменения объема мозга и объемов пирамидных клеток
коры больших полушарий в постнатальном онтогенезе у человека

(И. И. Глезер, 1960)

К гл. XI, § 2

Возраст	Объем мозга (в см ³)	Объем пирамидных клеток коры (в мк ³)					
		III ³ подслон			V ² подслон		
		I	10	11	I	10	11
Новорожденный	415,3	463,58	390,60	319,29	466,82	309,74	262,93
3 месяца	598,5	611,84	591,98	635,44	517,06	498,61	438,70
6 месяцев	688,9	614,42	621,91	538,91	726,11	432,40	453,07
10 »	798,97	594,07	543,10	687,72	739,80	461,73	788,3
1 1/2 »	1073,7	798,60	636,29	771,08	815,19	661,34	710,42
2 1/2—3 года	1212,1	762,60	862,18	1462,4	811,72	775,46	1052,32
5 1/2 лет	1384,6	1008,3	864,59	1469,09	1126,3	904,06	1034,28
7 »	1455,8	1154,96	1350,10	1344,05	1382,7	1250,75	1607,77
12 »	1524,8	1749,24	1661,30	1691,23	1984,9	1484,72	1531,11
18 »	1541,9	2082,98	2627,86	2913,94	2310,65	1635,94	2963,05

Таблица 210

Логарифмы объема клеток и объема мозга (И. И. Глезер, 1960)
К гл. XI, § 2

Возраст	Логарифм объема мозга	Логарифмы объема клеток					
		подслой III ³			подслой V ²		
		4	10	44	4	10	44
Новорожденные	14,6181	2,6665	2,5917	2,5042	2,6691	2,4909	2,4301
3 месяца	14,7782	2,7866	2,7723	2,8031	2,7136	2,6978	2,6422
6 месяцев	14,8382	2,7885	2,7937	2,7315	2,8610	2,6359	2,6562
10 »	14,9025	2,7739	2,7349	2,8374	2,8691	2,6644	2,8967
1 1/2 года	15,0910	2,9023	2,8037	2,8871	2,9113	2,8204	2,8515
2 1/2 »	15,0835	2,8823	2,9356	3,1650	2,9094	2,8896	3,0220
5 1/2 лет	15,1464	3,0035	2,9368	3,1670	3,0515	2,9562	3,0145
7 лет	15,1629	3,0626	3,1303	3,1284	3,1408	3,0973	3,2060
12 »	15,1833	3,2428	3,2281	3,2882	3,2878	3,1717	3,1850
18 »	15,1878	3,3185	3,4195	3,4645	3,3638	3,2135	3,4717

Таблица 211

Показатель k в разных слоях и полях коры головного мозга
(И. И. Глезер, 1960)
К гл. XI, § 2

Возраст	Слой II			Подслой III ³			Подслой V ²			Пира- мида Беца
	4	10	44	4	10	44	4	10	44	
Новорожд.	0,13	0,13	0,13	0,18	0,17	0,17	0,18	0,17	0,17	0,22
3 месяца	0,13	0,13	0,13	0,19	0,18	0,19	0,18	0,18	0,18	0,23
6 месяцев	0,13	0,13	0,13	0,19	0,19	0,18	0,19	0,17	0,17	0,24
10 »	0,14	0,14	0,14	0,18	0,19	0,19	0,19	0,18	0,19	0,25
1 1/2 года	0,13	0,13	0,14	0,19	0,19	0,19	0,19	0,19	0,19	0,24
2 1/2 »	0,14	0,14	0,14	0,19	0,19	0,20	0,19	0,19	0,20	0,24
5 1/2 лет	0,14	0,15	0,15	0,19	0,19	0,20	0,20	0,19	0,19	0,26
7 лет	0,14	0,15	0,15	0,20	0,20	0,20	0,20	0,20	0,21	0,26
12 »	0,17	0,17	0,16	0,21	0,21	0,21	0,21	0,21	0,21	0,29
18 »	0,17	0,17	0,16	0,22	0,22	0,22	0,22	0,21	0,22	0,29

Таблица 212

размеры ядер клеток в полях 17 и 18 коры большого мозга человека, оранга и капуцина, в $\mu\text{к}$ (Бонин, 1938)

К гл. XI, § 3

Поля	N	M + m	$\sigma + m$	V + m
17	Человек			
	646	$134,8 \pm 2,39$	$60,7 \pm 1,69$	$45 \pm 1,48$
17	Оранг			
	532	$109,1 \pm 3,04$	$70,1 \pm 2,15$	$64,3 \pm 2,66$
18	376	$122,2 \pm 3,59$	$69,6 \pm 2,54$	$57,0 \pm 2,71$
17	Капуцин			
	871	$78,4 \pm 1,46$	$43,1 \pm 1,03$	$55,0 \pm 1,67$
18	534	$81,5 \pm 2,16$	$50,0 \pm 1,53$	$61,3 \pm 2,48$

N — число измеренных ядер; M — средняя арифметическая; σ — среднее квадратическое отклонение; V — коэффициент вариации; m — ошибки M, σ и V.

Таблица 213

Размер ядер некоторых видов клеток в затылочной области большого мозга приматов, в $\mu\text{к}$ (Бонин, 1939)

К гл. XI, § 3

	Гигантские звездчатые клетки	Солитарные клетки	Большие пирамиды в III ³
Человек	$315,3 \pm 11,4$	$507,1 \pm 32,3$	$820,6 \pm 38,1$
Оранг	$321,1 \pm 24,1$	$415,5 \pm 27,7$	$515,0 \pm 52,2$
Капуцин	$325,4 \pm 28,9$	$337,6 \pm 20,7$	$341,2 \pm 19,1$

Таблица 214

Размеры пирамидных клеток Беца у человека (поле IV, слой V)

К гл. XI, § 3

Авторы	Площадь сечения (в $\mu\text{к}^2$)	Объем (в $\mu\text{к}^3$)	Поверхность (в $\mu\text{к}^2$)	Длина (в $\mu\text{к}$)	Ширина (в $\mu\text{к}$)
Бец (1871)	3600	—	11 000	—	60—120
Бонин (1937)	—	—	8 900	—	—
Лассек, Уитли (1945)	900—4100	—	—	—	—
Каплан Л. Л. (1952)	—	113 400	11 304	95—112	42—55
Гаммарберг (1895)	—	—	—	—	40—80
Бродмани (1909)	—	—	—	—	53—106
Льюис	—	—	—	—	55—126
Экономо и Коскинас (1925)	—	—	—	160	—
Капперс (1920)	—	—	—	180	—
Меттлер (1942)	—	—	—	200	—
Глезер И. И. (1959)	—	25 954	—	55,95	33,0
				(41,9—91,9)	(19,4—70,97)

**Максимальные размеры клеток Беца (в $\mu\text{м}$) у некоторых
млекопитающих (Бродманн, 1909; Л. Л. Каплан, 1952)**

К гл. XI, § 3

Вид	Бродманн		Л. Л. Каплан	
	длина клетки	ширина клетки	длина клетки	ширина клетки
Человек	106	53	112	55
Мартышка	72	40	70	32
Слон	60	35	—	—
Лошадь	—	—	57	25
Корова	—	—	57	25
Овца	65	25	—	—
Медведь	100	35	—	—
Лев	133	60	—	—
Тигр	100	60	—	—
Кролик	40	18	28	21
Летучая собака	36	16	—	—
Летучая мышь (кожан)	—	—	17	10
Корова	9348	8,2	—	—
Кролик	3239	2,8	—	—
Летучая мышь (карли- ковый нетопырь)	446	0,3	—	—

Таблица 216

**Величина пирамидных клеток
Беца у приматов, копытных,
хищных, грызунов и насеко-
моядных (Л. Л. Каплан, 1952)**

К гл. XI, § 3

Вид	Объем клеток Беца (в $\mu\text{м}^3$)	В % к объему клетки у че- ловека
Человек	113 400	100
Мартышка	25 720	22,7
Кошка . . .	24 112	21,2
Лошадь . . .	9 348	8,2

Таблица 215

Л. Л. Каплан

Таблица 217

**Величина ядер корковых клеток
в поле 4 у некоторых млеко-
питающих (Бонин, 1938)**

К гл. XI, § 3

Вид	Объем я- дер кле- ток (в $\mu\text{м}^3$)	Объем я- дер кле- ток Беца (в $\mu\text{м}^3$)	Отношение
Человек	371	2328	6,3
Шимпанзе	484	2450	5,1
Капуцин	306	1131	3,7
Кошка . . .	441	1515	3,4

Таблица 218

**Средний объем клеток в коре большого мозга
различных приматов, в $\mu\text{м}^3$ (Шэрифф 1953)**

К гл. XI, § 3

Вид	Кора		
	фулми- нарная	аграну- лярная	кониокорти- кальная
Человек	1621	2468	895
Шимпанзе	865	1035	616
Мартышка	718	855	468
Игрунка	562	638	284
Долгопят	536	580	339

Таблица 219

Изменение величины клетки и клеточной территории
в зрительной коре белой мыши после рождения
(Хаддара, 1957)

К гл. XI, § 3

Возраст (в днях)	Средний объем клетки (в мк^3)	Средняя клеточ- ная территория (в мк^3)	Межклеточное пространство (в мк^3)
3	281	1497	1216
7	535	3375	2840
17	576	5058	4482
120	467	5068	4601

Таблица 220

Величина линейных размеров корковых клеток у белой крысы
в онтогенезе (Дональдсон, 1937)

К гл. XI, § 3

Возраст	Вес мозга (в г)	Слой III		Слой V	
		тело клетки (в мк)	ядро клетки (в мк)	тело клетки (в мк)	ядро клетки (в мк)
До рождения	0,161	10,3	8,1	13,6	10,9
Новорожденные	0,272	12,9	10,6	18,9	14,9
4 дня	0,338	15,0	12,6	20,4	16,2
5 дней	0,426	17,4	14,5	23,4	18,8
6 »	0,544	18,2	15,3	24,9	19,7
7 »	0,635	19,9	17,0	26,1	20,9
8 »	0,756	21,3	18,1	28,1	21,9
9 »	0,845	22,6	19,1	30,1	23,6
10 »	0,952	22,8	19,8	30,8	24,3
15 »	1,047	23,7	19,7	31,3	24,2
20 »	1,146	23,6	19,9	31,2	24,2

Таблица 221

Объем тела коркового нейрона (эуламинарная
кора) в ряду млекопитающих в сопоставлении
с весом тела животного (Бризи, Джейкобс, 1959;
Шэрифф, 1953)

К гл. XI, § 4

Вид	Вес организма (в кг)	Объем нейрона коры (в мк^3)
Человек	64	1600 (300—20 000)
Шимпанзе	50	865
Мартишка	7	718
Игрунка	0,33	562
Долгопят	0,2—0,3	550
Кошка	1,5—2,5	825
Крыса	0,1—0,15	44±8

Таблица 222

Количество нейронов в коре одного полушария
большого мозга человека

К гл. XII, § 1

Автор	Количество нейронов
Мейнерт (Meynert, 1871)	612 000 000
Томпсон (Thompson, 1899)	9 200 000 000
Бергер (Berger, 1921)	5 512 000 000
Экономо (Economo, 1925)	7 000 000 000
Шэрифф (Shariff, 1953)	6 900 000 000
Шолл (Sholl, 1957)	5 000 000 000
Хауг (Haug, 1959)	8 200 000 000

Таблица 223

Количество клеток в различных цитоархитектонических полях
новой коры большого мозга человека, в млн. (И. И. Глезер, 1960)

К гл. XII, § 1

Поля	Верхний этаж			Нижний этаж		Общее количество
	слои			слои		
	II	III	IV	V	VI	
10	39,3	152,5	54,8	97,4	140,6	484,6
9	36,7	157,3	39,4	79,7	119,5	432,6
8	18,5	93,6	12,8	44,7	38,0	207,6
44	5,5	38,1	7,4	18,1	28,9	98,0
6	65,3	210,0	—	80,6	155,0	511,0
4	7,78	23,0	—	10,6	10,6	52,0
3	12,7	29,6	13,5	6,9	3,9	67,6
1	8,94	27,4	17,3	16,8	22,0	92,4
41	5,3	8,17	7,5	4,7	7,7	33,3
18	37,1	355,0	152,9	75,9	135,9	756,8
17	34,8	109,0	166,4	49,3	178,7	538,2

Таблица 224

Относительное количество ганглиозных клеток в различных слоях
корковых полей, в % (И. И. Глезер, 1962)

К гл. XII, § 1

Поля	Слой				
	II	III	IV	V	VI
10	8,1	31,5	11,3	20,1	29,0
9	8,5	36,4	9,1	18,5	27,5
8	8,9	45,0	6,2	21,6	18,3

Продолжение табл. 224

Поля	Слон				
	II	III	IV	V	VI
44	5,2	39,0	7,5	18,5	29,5
6	12,8	41,1	—	15,7	30,3
4	14,9	44,3	—	20,35	20,35
3	19,0	44,0	19,9	10,4	5,9
1	9,7	29,7	18,6	18,2	23,8
41	15,7	24,3	22,3	14,2	23,1
18	4,9	47,0	20,2	10,2	17,9
17	6,3	19,6	33,1	8,9	32,1

Таблица 225

Количество нервных клеток в $0,001 \text{ мм}^3$ коры мозга
взрослого человека (И. И. Глезер, 1959)

К гл. XII, § 2

Слон	Поля										
	4	6	8	9	10	44	3	1	41	18	17
II	53	60	77	73	65	56	110	87	90	96	136
III	26	35	42	41	42	38	63	43	40	68	118
IV	—	—	61	72	103	58	70	91	73	132	110
V	22	22	41	40	55	35	50	43	36	40	80
VI	14	22	25	30	45	30	40	35	25	50	136
Общее количество	30	35	50	51	65	43	65	60	52	77	106

Таблица 226

Количество нервных клеток в $0,001 \text{ мм}^3$ коры большого мозга
человека (Шлоте — Schlote, 1959)

К гл. XII, § 2

Слон	Поля					
	FA	FC	FD	PF	OB	OC
I	25	5	10	7	5	10
II	30	55	70	112	150	150
III _a		25	30	55	70	
III _b	20	15	20	25	60	100
III _c		25	20	20	—	

Продолжение табл. 226

Слой	Поля					
	FA	FC	FD	PF	OB	OC
IV _a						160
IV _b						70
IV _c		45	70	67	165	165
V _a	20	30	30	35	80	60
V _b	15	15	15	15		
VI	20	20	30	20	82	140
VII	15	15	20	12	25	20

Таблица 227

Коэффициент Экономо (GZ) в различных областях и полях коры головного мозга (Ребхан, 1956)

К гл. XII, § 2

Формация	GZ	Формация	GZ
Изокортекс	48,5	Затылочная область . . .	55
Лобная область	60 (60—110)	Поле 4	49
Височная область	50	» 6	50
Нижняя теменная область	60	» 44 и 45	50—80
		Аллокортекс	42,4

Таблица 228

Величина коэффициента Экономо (GZ) в коре большого мозга человека — поле 8 и 17 (Хауг, 1957)

К гл. XII, § 2

Поле 8		Поле 17	
слой	коэффициент	слой	коэффициент
I	3757	I	710
II	99	II + III + IV _a	37
III _a	67	IV _b	56
III _b	47	IV _c	34,5
IV	55	V	58
V	46	VI _a	30,5
VI _a	64	VI _b	87
VI _b	178		
Средний GZ	97		47

Таблица 229
Густота расположения клеток в коре большого мозга у человека (число клеток в 0,001 мм²) (И. И. Сандер, 1959)
К гл. XII, § 2

Слой	II	III ₁	III ₂	III ₃	IV	V ₁	V ₂	VI	VI ₁	VI ₂
Новорожденный	124,0	118,5	74,0	85,0	—	124,0	68,5	64,5	—	—
Возраст	111,2	85,0	68,0	85,0	—	101,2	76,0	68,5	—	—

Таблица 229

Густота расположения клеток в коре большого мозга у человека (число клеток в $0,001 \text{ мм}^3$) (И. И. Глезер, 1959)
К гл. XII, § 2

Возраст	Слой									
	II	III ¹	III ²	III ³	IV	V ¹	V ²	VI	VI ¹	VI ²
Поле 4										
Новорожденный	124,0	118,5	74,0	85,0	—	124,0	68,5	64,5	—	—
6 месяцев	111,2	85,0	68,0	85,0	—	101,2	76,0	68,5	—	—
1 год 7 месяцев	151,5	71,0	51,0	75,5	—	59,0	52,5	—	—	—
2 ¹ / ₂ года	66,5	43,0	38,5	59,0	—	65,0	40,0	33,5	—	—
5 ¹ / ₂ лет	54,0	41,0	36,5	50,00	—	37,0	30,0	30,0	—	—
7 »	75,88	51,0	38,0	38,5	—	57,0	28,5	29,0	—	—
12 »	57,0	28,0	28,0	23,5	—	26,5	23,5	22,0	—	—
15 »	53,0	28,0	28,5	22,5	—	27,5	17,0	16,0	—	—
Поле 6										
Новорожденный	126,0	67,75	48,5	62,00	—	83,0	71,5	—	50,0	43,0
6 месяцев	82,00	62,50	32,0	50,00	—	73,90	47,00	—	46,75	41,5
1 год 7 месяцев	80,5	59,35	48,05	63,5	—	82,5	67,40	—	46,75	—
2 ¹ / ₂ года	84,5	65,50	40,00	67,5	—	75,25	51,0	—	56,5	43,15
5 ¹ / ₂ лет	59,00	45,60	41,65	26,5	—	41,80	39,5	—	—	42,15
7 »	72,90	60,20	30,60	44,5	—	58,00	38,70	—	47,90	43,15
12 »	58,0	42,05	32,05	45,15	—	57,20	50,50	—	38,40	—
15 »	59,00	39,20	28,15	35,50	—	20,12	25,00	—	26,10	21,05
Поле 8										
Новорожденный	129,5	93,00	69,90	100,00	127,15	92,05	99,7	—	74,45	—
6 месяцев	120,35	75,00	51,60	79,90	127,50	76,40	70,70	—	56,70	—
1 год 7 месяцев	52,30	46,5	33,60	41,05	74,50	48,50	46,45	—	33,75	—
2 года 6 »	90,5	61,5	42,45	62,85	84,50	62,25	57,50	—	45,90	—
5 ¹ / ₂ лет	56,0	35,40	23,40	37,60	64,50	39,50	38,65	—	22,95	—
7 »	85,00	47,50	37,95	50,80	75,50	50,15	45,15	—	42,40	—
12 »	37,72	34,30	23,25	25,35	59,60	44,55	36,45	—	27,85	—
15 »	77,5	55,30	33,85	38,45	61,00	41,00	42,50	—	24,55	—

Возраст	Слой									
	II	III 1	III 2	III 3	IV	V 1	V 3	VI	VI 1	VI 2
Поле 9										
Новорожденный	181,50	109,0	106,45	116,75	172,90	111,25	11,20	73,50	—	—
6 месяцев	178,75	78,75	50,25	80,85	149,95	86,95	79,35	81,70	—	—
1 год 7 месяцев	81,75	48,55	36,65	39,55	92,85	68,30	58,50	41,50	—	—
2 ¹ / ₂ года	99,25	61,80	46,45	61,45	89,70	58,15	54,00	51,25	—	—
5 ¹ / ₂ лет	75,30	55,0	38,30	55,85	89,50	59,65	47,95	38,55	—	—
7 »	61,45	55,40	30,10	35,35	85,85	56,40	38,65	34,45	—	—
12 »	57,50	39,05	35,75	49,80	79,0	47,75	45,50	32,40	—	—
15 »	73,15	45,30	32,90	43,85	72,55	39,40	40,90	28,85	—	—

Поле 10										
Новорожденный	150,0	128,0	68,0	120,5	154,5	97,5	80,0	59,50	—	—
6 месяцев	59,0	100,0	61,0	80,0	162,0	61,0	58,0	42,50	—	—
1 год 7 месяцев	119,5	58,5	46,0	120,5	120,5	79,0	67,50	49,50	—	—
2 ¹ / ₂ года	87,5	44,0	34,50	37,0	86,50	45,50	49,5	36,0	—	—
5 ¹ / ₂ лет	79,5	53,0	32,0	43,5	69,50	46,00	35,5	30,5	—	—
7 »	68,30	38,70	34,00	35,90	84,0	42,20	40,25	31,30	—	—
12 »	67,0	47,0	33,0	42,0	85,0	58,50	40,0	16,75	—	—
15 »	66,5	43,50	36,50	47,0	103,0	59,50	47,50	38,50	—	—

Поле 44										
Новорожденный	165,0	104,0	66,5	81,45	167,45	89,90	70,0	—	—	43,85
6 месяцев	117,0	62,95	45,85	77,20	130,95	91,05	75,30	—	—	61,0
1 год 7 месяцев	50,95	36,55	36,35	65,60	67,35	32,50	41,35	—	—	35,35
2 ¹ / ₂ года	55,0	35,35	29,50	28,45	52,50	31,05	60,90	—	—	25,75
5 ¹ / ₂ лет	61,35	49,0	31,00	38,65	67,60	42,10	38,05	—	—	27,45
7 »	96,05	69,0	33,60	32,80	92,65	59,50	44,35	—	—	45,90
12 »	69,85	49,00	37,35	54,0	85,50	50,50	47,15	—	—	37,75
15 »	56,40	38,95	31,15	44,35	57,85	39,05	30,70	—	—	28,50

Таблица 230

Возрастное изменение количества клеток в $0,001 \text{ мм}^3$ коры
большого мозга человека (Броуди, 1955)

К гл. XII, § 2

Возраст	Условные квадранты коры						
	А	В	С	Е	У	Н	К
Новорожденный	42,5	27,7	3,01	27,8	32,0	37,5	28,2
18 лет	10,19	10,78	13,94	16,28	17,49	17,85	16,84
45 »	11,86	10,34	9,36	11,10	12,50	12,14	12,02
95 »	9,47	8,64	8,92	13,42	13,77	11,11	13,82

Таблица 231

Количество клеток в $0,001 \text{ мм}^3$ коры большого мозга приматов
(Майер, 1912)

К гл. XII, § 3

Вид	Поля								
	17	18	19	7	2	3	4	6	8
Шимпанзе	180	133	116	126	100	106	60	60	100
Гиббон	313	266	190	186	180	213	166	146	160
Красная мартышка	318	213	186	133	146	200	100	106	133
Мартышка	266	246	240	166	160	170	80	106	153
Капуцин	400	320	266	200	180	200	133	146	186
Саймири	333	240	200	233	233	233	140	146	186
Игрунка	326	266	200	190	206	206	140	140	166

Таблица 232

Количество клеток в $0,001 \text{ мм}^3$ коры большого мозга
■ ряду приматов (Шерифф, 1953)

К гл. XII, § 3

Вид	В	А	К
Человек — <i>Homo sapiens</i>	29,0	18,2	97,2
Шимпанзе — <i>Pan satyrus</i>	60,1	49,3	174,0
Мартышка — <i>Cercopithecus</i>	114,0	62,0	265,0
Игрунка — <i>Naipale sp.</i>	87,6	87,8	398,0
Долгопят — <i>Tarsius spectrum</i>	304,0	156,0	702,0

Е — зуламинарная кора (шестислойная); А — агранулярная кора; К — кониокортикальная (ядерные сенсорные зоны).

**Плотность расположения клеток в коре большого мозга
млекопитающих (Тоуер и Эллиот, 1953)**

К гл. XII, § 3

Таблица 233

Животное	Количество кле- ток в 0,01 мм ²	Животное	Количество кле- ток в 0,01 мм ²
Макак	215	Серая крыса	1050 (от 800 до 1000 по Сугита, 1928)
Кошка	308	Серая мышь	1420
Кролик	438		
Морская свинка	525		

**Плотность расположения клеток большого мозга в коре
двигательной области у различных млекопитающих в 0,01 мм²
(Чоу, Блюм и Блюм, 1950)**

К гл. XII, § 3

Таблица 234

Вид	1-й подсчет	2-й подсчет	Среднее из 2 подсчетов
Мышь белая — <i>Mus musculus, albinus</i>	943	957	950
Морская свинка — <i>Cavia cobaya</i>	517	559	538
Крыса белая — <i>Mus rattus, albinus</i>	477	527	502
Кролик — <i>Lepus cuniculus</i>	294	311	302
Кошка — <i>Felis domesticus</i>	230	255	242
Собака — <i>Canis familiaris</i>	192	216	204
Бык — <i>Bos taurus</i>	168	180	174
Серна — <i>Capra hircus</i>	144	200	172
Баран — <i>Ovis aries</i>	154	186	170
Свинья — <i>Sus scrofa</i>	107	123	115
Лошадь — <i>Equus caballus</i>	110	120	115
Человек — <i>Homo sapiens</i>	163	—	163

**Количество клеток в 1 мл гомогената
коры, в тыс. (Геллер и Эллиот, 1959)**

К гл. XII, § 3

Таблица 235

Вид	Количество клеток
Кошка — <i>Felis domesticus</i>	128
Собака — <i>Canis familiaris</i>	148
Человек — <i>Homo sapiens</i>	131

Таблица 236

Величина обратная коэффициенту Экономо
 ■ различных отделах коры большого мозга приматов
 (Шерифф, 1953)
 К гл. XII, § 3

Вид	Е	А	К
Человек — <i>Homo sapiens</i>	0,047	0,045	0,087
Шимпанзе — <i>Pan satyrus</i>	0,052	0,051	0,107
Мартишка — <i>Cercopithecus</i> . .	0,082	0,053	0,127
Игрунка — <i>Tarsius</i>	0,044	0,056	0,113
Долгопят — <i>Narale</i>	0,144	0,091	0,238

Е — эуламинарная кора; А — агранулярная кора; К — кониокортикальная кора.

Таблица 237

Коэффициент Экономо (*GZ*) для всей коры и для поля 17
 ■ ряду приматов. *GZ* у долгопята принят за единицу (Хауг, 1956)

К гл. XII, § 3

Вид	Вся кора	Поле 17	Вид	Вся кора	Поле 17
Человек	13,6	7,1	Игрунка	2,8	1,7
Шимпанзе	6,0	3,9	Долгопят	1,0	1,0
Мартишка	3,1	2,6			

Таблица 238

Абсолютное и относительное количество нейронов
 в структурах коры головного мозга ящерицы —
Agama caucasica (В. Мац, 1961)

К гл. XII, § 3

Формация	Абсолютное количество	Относительное количество (в % к общему количеству корковых клеток)
Архикортекс	771 580	85,84
В том числе:		
аммонов рог	575 270	64
зубчатая пластинка	196 310	21,84
Межуточная кора	79 170	8,8
Новая (латеральная кора)	48 150	5,36
Сумма	1 771 480	100

Таблица 239

Плотность расположения клеток в различных корковых анализаторах
белой крысы — количество клеток в $0,01 \text{ мм}^3$
(Л. Сазонова, Г. Абатурова, 1960)

К гл. XII, § 3

Анализатор	Уровни коры			Средняя плотность располо- жения
	верхний	средний	нижний	
<i>Зрительный</i>				
Центральное поле	1406,5	867,3	123,44	1169,4
Наружное » 	1318,4	837,0	1593,3	1272,9
<i>Слуховой</i>				
Верхнее височное поле	1123,4	766,0	1121,95	1003,8
Нижнее височное » 	1110,6	665,2	576,6	784,1
<i>Кожный</i>				
Верхнее поле	1150	608	887	881,9
Среднее » 	1360	655	772	929
Нижнее » 	1107	591	800	832,7
<i>Двигательный</i>				
Верхнее поле	1230	652	890	657
Нижнее » 	942	588	872	800,7

Таблица 240

Абсолютное и относительное количество клеток в корковых концах
анализаторов у белой крысы (Г. Абатурова и Л. Сазонова, 1960)

К гл. XII, § 3

Анализатор	Уровни коры						Общее количество	
	верхний		средний		нижний			
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
<i>Зрительный</i>								
Центральное поле	154 710	47	81 992	25,9	88 879	27,1	328 581	100
Наружное »	171 387	40,2	123 880	31	132 246	31	427 513	100
<i>Слуховой</i>								
Верхнее поле	191 021	53,7	119 728	33,6	44 957	12,7	355 707	100
Нижнее »	214 564	43,8	150 908	30,9	123 414	25,3	488 886	100
<i>Кожный</i>								
Верхнее поле	358 000	41,9	178 000	20,8	317 000	37,3	853 000	100
Среднее »	237 000	49,6	142 700	17,7	225 600	32,6	605 300	100
Нижнее »	608 000	39,1	217 000	23,1	400 000	37,5	1 225 000	100
<i>Двигательный</i>								
Верхнее поле	220 000	30,1	242 000	33,1	267 700	36,8	729 000	100
Нижнее »	126 500	45,6	132 000	47,4	187 300	7,0	177 230	100

Таблица 241

Количество пирамидных клеток Беца у различных приматов

(Лассек и Уитли, 1945)

К гл. XII, § 3

Вид примата	Количество клеток	Относительное количество клеток Беца в различных частях прецентральной извилины (в %)		
		верхняя 1/3	средняя 1/3	нижняя 1/3
Паукообразная обезьяна — Ateles	10 165	27,9	49,0	23,1
Макак — Macacus	18 845	51,9	32,8	15,3
Шимпанзе — Pan	28 045	64,1	30,5	5,4
Человек — Homo	34 000	74,0	20,0	6,0

Таблица 242

Зависимость между количеством клеток Беца и их величиной в правом и левом полушариях большого мозга белой мыши

(Гейнрихс и Кюленкампф, 1957)

К гл. XII, § 3

№ животных	Правое полушарие		Левое полушарие		Перевес
	величина ядра (в мк)	число клеток	величина ядра (в мк)	число клеток	
1	62,70	2730	59,30	2171	Правое
2	70,37	2024	72,92	2274	Левое
3	75,26	2356	69,84	1179	Правое
4	77,97	2294	69,52	1949	»
14	87,60	2382	83,98	1762	»
17	74,79	2907	70,78	2549	»
19	75,09	2546	68,66	2094	»
21	85,66	2686	81,90	2331	»
23	100,60	5081	95,57	4533	»
24	89,56	2284	95,02	2654	Левое
25	105,56	2370	110,98	2961	»
26	84,03	1870	93,0	2046	»
27	87,16	2641	82,83	2186	Правое
28	91,23	2355	81,24	2093	»

Таблица 243

Соотношения между типами нейронов в сравнительноанатомическом ряду млекопитающих, в % (по Митра, 1955)

К гл. XII, § 4

Вид	Зрительная кора			Соматосенсорная			Двигательная			Префронтальная		
	П	З	В	П	З	В	П	З	В	П	З	В
Кролик взрослый	66	31	3,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Кролик 10 дней	85	13	2,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Кролик 17 »	74	23	3,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Кошка	60	35	3,1	63	35	2	85	10	5	—	—	—
Обезьяна (макак)	52	45	3,0	—	—	—	74	22	4	—	—	—
Человек	—	—	—	—	—	—	—	—	—	72	26	2,0

Таблица 244

Скорость проведения нервного импульса по волокнам различного диаметра (Хегквист, 1936)

К гл. XIII, § 1

Диаметр волокна (в мк)	Скорость проведения (м/сек)	Диаметр волокна (в мк)	Скорость проведения (в м/сек)
20	90,0	5	5,5
15	50,0	2	0,3
10	22,5	1	0,2

Таблица 245

Количество волокон в двигательных черепномозговых нервах и клеток в их ядрах

К гл. XIII, § 2

Нервы и ядра	Количество волокон в нерве	Количество клеток в ядре
Глазодвигательный нерв	25 000	25 000
Блоковый нерв	3 000	2500—7000
Отводящий »	5000—6000	6000—7000
Двигательная порция тройничного нерва	8 000	6000 (5000—12 000)
Лицевой нерв	4000—10 000	4500—9000
Дорсальное двигательное ядро блуждающего нерва		9500
N. ambiguus		2000
Подъязычный нерв		7000

Таблица 246

Диаметр волокон и двигательных черепномозговых нервах,
объем клеточных ядер и густота расположения клеток
в двигательных ядрах

К гл. XIII, § 2

	III	IV	VI	Двиг. V	VII	XII
Количество волокон диаметром > 10 мк, в %	46	28	42	48	26	5
Количество клеток с ядром разме- ром > 1000 мк ³ , в %	20	13	48	66	86	96
Густота расположения клеток в ядре (количество в 0,01 мм ³)	36	31	30	20	14	11

Таблица 247

Количество волокон (в %) различного диаметра в черепномозговых
нервах у человека (Лазорт, Гобер, Планель, Лакомм, Гилсн, 1962)

К гл. XIII, § 2 и 3

Нервы	2 мк	4 мк	6 мк	8 мк	10 мк	12 мк	14 мк	16 мк	18 мк
I	72	23	4,5	0,5	—	—	—	—	—
II	65	18	5	5	4	3	—	—	—
III	3	10	11	8	22	20	18	5	3
IV	3	11	16	14	27	14	10	3,5	1,5
V (двигательная пор- ция)	3	5	5	13	26	24	16	6	2
V (чувствительная порция)	18	20	16	26	15	4	1	—	—
VI	2	7,5	14	11,5	23	18	14	4,5	5,5
VII	3	7	12	25	27	15	8	3	—
VII (N. intermedius) . .	25	23	18	16	9	3	4	2	—
VIII (улитковый)	47	32	16	4	1	—	—	—	—
VIII (вестибулярный) . .	31	33	25	6	4	1	—	—	—
IX	40	30	13	4	8	5	—	—	—
X (верхний отдел) . . .	12	41	29	8	3	4	—	—	—
X (нижний отдел) . . .	7	12	8	10	35	22	6	—	—
XI (бульбарный)	20	23	7	6	10	13	15	6	—
XI (спинальный)	9	9	9	7	29	21	14	1,5	0,5
XII	—	3	30	22	40	4	1	—	—

Таблица 248

Величина (в мм^2) поверхности глазного яблока, подкоркового и коркового центров зрительного анализатора у человека и животных (В. П. Зворыкин и Е. Г. Школьник-Яррос, 1953)

К гл. XIII, § 5

Вид	А поверхность глазного яблока	Б поверхность верхнего хол- ма или tectum opticum	П поверхность поля 17	Отношение А : Б : В, при ко- тором поверхность глазного яблока принята за 100
Рыба	380,6	31,4		100 : 8 : —
Лягушка	100,6	9,4		100 : 9 : —
Ящерица	301,4	33,4		100 : 11 : —
Птица	678,2	132,0		100 : 19 : —
Кролик	630,0	70,3	98,2	100 : 11,1 : 15,6
Собака	660,0	67,1	784,8	100 : 10,1 : 11,9
Игрушковая обезьяна	153,8	23,2	—	100 : 14,9 : —
Макак	640,0	44,8	933,0	100 : 7 : 146
Человек	715,0	122,2	2613	100 : 17,1 : 365

В качестве подкоркового центра имеется в виду верхний холм четверохолмия у млекопитающих или tectum opticum у низших позвоночных.

Таблица 249

Количество клеток в наружном колленчатом теле и зрительной коре (поле 17), в тыс. (Г. Вышинская (В), Л. Сазонова (С), Чау (Ч), Баладо и Франке (БФ), Чако (Ч) и И. И. Глезер (Г))

К гл. XIII, § 5

Вид	Наружное колленчатое тело (НКТ)	Поле 17	Отношение НКТ : 17
Крот	8 (В)	500 (В)	60 : 1
Еж	12 (В)	850 (В)	70 : 1
Крыса	13 (С)	750 (С)	60 : 1
Кролик	95 (В)	1 900 (В)	20 : 1
Собака	500 (В)	35 000 (В)	70 : 1
Макак	1000 (В и С)	145 000 (Ч)	145 : 1
Человек	600 (БФ) 1200 (Ч)	538 000 (Г)	900 : 1 (450 : 1)

Таблица 250

Объем внутреннего коленчатого тела (в мм^3) и поверхность полей
(в мм^2) у человека (С. М. Блинков, В. П. Зворыкин, 1950)

К гл. XIII, § 6

Наблю- дения	Полушария	Поля						
		ВКТ	41	42	41/42	22	52	22/38
1	Левое	50,6	224	500	42	1138	265	266
2	Правое	58,3	227	536	67	790	367	423
3	Левое	62,0	295	426	62	796	425	649
4	»	67,0	253	488	96	1433	406	1241
3	Правое	68,6	319	384	43	883	416	809
2	Левое	70,6	290	481	94	1207	296	619
5	»	70,6	418	678	47	1089	363	237
4	Правое	72,6	369	660	162	1889	430	1156
1	»	74,8	169	332	117	929	240	540
5	»	78,6	360	418	55	1374	323	316

Полушария расположены в порядке возрастающей величины внутреннего коленчатого тела (ВКТ).

Таблица 251

Объем внутреннего коленчатого тела (в мм^3) и площадь корковых полей (в мм^2) у взрослого человека в 5 наблюдениях (С. М. Блинков и В. П. Зворыкин, 1950)

К гл. XIII, § 6

Наблюде- ние	ВКТ (п + л)	Поля					
		41	42	41/42	22	52	22/38
1	125,4	393	832	159	2067	505	806
2	128,9	517	1017	161	1997	561	1042
3	130,6	614	920	105	1679	841	1458
4	139,6	622	1138	258	3322	836	2370
5	149,2	778	1096	102	2463	686	553

ВКТ (п + л) — сумма правого и левого коленчатых тел.

Таблица 252

Объем внутреннего коленчатого тела и объем полей 41 и 22
(В. П. Зворыкин и А. С. Арутюнова)

К гл. XIII, § 6

Возраст		Внутреннее ко- ленчатое тело		Поле 41		Поле 22	
		мм^3	%	мм^3	%	мм^3	%
25	недель	3,0	4,9	11	1,0	183	5,1
29	»	4,0	6,0	22	2,1	241	6,7
31	»	7,0	10,3	58	5,6	351	9,8
33	»	7,2	10,7	58	5,6	221	6,2
35	»	9,0	13,4	59	5,7	251	7,0

Продолжение табл. 252

Возраст	Внутреннее ко- ленчатое тело		Поле 41		Поле 22	
	мм ³	%	мм ³	■	мм ³	%
38 недель	7,9	11,7	164	16,0	556	15,5
40 »	21,3	31,7	108	10,5	589	16,4
0,5 месяца	29,2	43,4	301	29,4	1560	43,4
2,5 »	32,2	47,9	488	47,7	1953	54,7
6 »	20,5	30,2	570	55,7	1263	35,3
1 год	46,7	69,3	694	67,7	1623	45,6
2 года	29,8	44,3	609	59,8	3115	87,1
4 »	45,0	66,9	954	93,2	2672	74,9
7 лет	67,3	100,0	848	82,9	4046	113,2
12 лет	80,0	110,0	1272	124,3	4841	135,4
Взрослые { Средн.	67,3	100,0	1023	100,0	3574	100,0
	От 50,6 до 78,6	От 75,2 до 116,8	От 591 до 1291	От 57,7 до 126,2	От 2449 до 5856	От 68,5 до 163,9

Абсолютные величины — средняя в мм³; относительные величины — проценты ■ средней величине у взрослого.

Таблица 253

Объем коленчатых тел (суммарно правого и левого, ■ мм³) и поверхность полей верхней височной области (суммарно правых и левых, в мм²) у человека и обезьян (С. М. Блинков и В. П. Зворыкин, 1950)

К гл. XIII, § 6

Вид	Внутреннее коленчатое тело	Поля					
		41	42	41/42	22	52	22/38
Гиббон	24,3	11	53	48	413	45	160
Оранг	67,7	98	182	188	1023	174	737
Шимпанзе	73,0	66	255	73	890	200	437
Человек (средняя из 5)	134,7	584,8	835	157	2306	686	1246

Таблица 254

Относительные размеры внутреннего коленчатого тела и полей верхней височной области у человека и обезьян. Величина формаций у гиббона принята за 1,0 (В. П. Зворыкин и С. М. Блинков)

К гл. XIII, § 6

Вид	Внутреннее коленчатое тело	Поля					
		41	42	41/42	22	52	22/38
Гиббон	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
Оранг	2,8	8,1	3,3	3,9	2,5	3,8	4,6
Шимпанзе	3,0	6,0	4,8	1,5	2,2	4,4	2,7
Человек	5,5	53,2	15,8	3,3	5,6	15,2	7,8

Таблица 255

Соотношение между периферическими, подкорковыми и корковыми отделами зрительного и слухового анализатора у человека

К гл. XIII, § 7

	Количество
Зрительный анализатор	
Волокна в зрительном нерве	1 000 000
Клетки ■ наружном коленчатом теле	570 000
» » зрительной коре (поле 17)	538 000 000
Слуховой анализатор	
Волокна ■ слуховом нерве	25 000
Клетки во внутреннем коленчатом теле	570 000
» в слуховой коре	100 000 000

Таблица 256

Соотношение между периферическими, подкорковыми и корковыми отделами общечувствительного, зрительного и слухового анализатора у крысы

К гл. XIII, § 7

Общечувствительный анализатор	Зрительный анализатор	Слуховой анализатор
Количество волокон в задних корешках на одной стороне 80 000—90 000 (Агдур)	Количество волокон ■ зрительном нерве 75 000 (Браш и Ари)	Количество волокон в слуховом нерве 3 000 (Фортюин Дуглевер)
Количество клеток в вентральном ядре зрительного бугра 13 500 (Абатурова)	Количество клеток в наружном коленчатом теле 13 000 (Сазонова)	Количество клеток во внутреннем коленчатом теле 12 000 (Абатурова)
Количество клеток в корковой зоне анализаторов		
2 800 000 (Абатурова)	750 000 (Сазонова)	850 000 (Сазонова)
Соотношение между количеством клеток в коре и ближайшей подкорке		
205 : 1	60 : 1	70 : 1
Корковая зона анализатора в процентах к поверхности полушария		
29	7	■

Густота расположения клеток в корковых зонах
Около 100 000 ■ 1 мм² во всех трех анализаторах

Таблица 257

Объем подкорковых образований зрительного анализатора у разных видов рукокрылых, в мм³ и в % от объема соответствующих отделов мозгового ствола (Лютгемейер, 1962; ср. с табл. 137)

К гл. XIII, § 7

Рукокрылые	Верхний бугор четверохолмия		Наружное коленчатое тело	
	0,001 мм ³	%	0,001 мм ³	%
Карликовый нетопыр — <i>Pipistrellus pipistrellus</i>	41	4,51	10	1,13
Ночница — <i>Myotis daubentoni</i>	108	6,20	21	1,21
Кожан — <i>Eptesicus serotinus</i>	151	6,74	24	1,05
Летучая собака — <i>Pteropus giganteus</i>	666	5,29	557	4,32

Таблица 258

Разница между обоими полушариями по величине поверхности височных областей (в мм²) и коэффициент асимметрии

(С. М. Блинков, 1940)

К гл. XIII, § 8

	Височная область			
	верхняя	средняя	базальная	межуточная височно-теменно-затылочная область
Средняя для 10 левых полушарий	2932	2718	4197	9553
Средняя для 10 правых полушарий	2959	2643	4152	9566
Средняя для 20 полушарий	2946	2681	4175	9559
Наблюдение 1	(левое) 577	(правое) 502	(левое) 458	(левое) 1530
» 2	(правое) 201	(левое) 25	(правое) 113	(правое) 31
» 3	» 35	» 183	(левое) 22	(левое) 820
» 4	(левое) 108	(правое) 172	» 385	» 1413
» 5	(правое) 812	(левое) 933	(правое) 488	» 81
» 6	» 667	» 439	» 661	(правое) 856
» 7	» 577	(правое) 58	» 972	(левое) 81
» 8	» 294	» 578	(левое) 1094	(правое) 707
» 9	(левое) 723	» 125	» 687	» 1266
» 10	» 908	(левое) 606	» 37	» 1193
Средняя разница	490,2	362,1	491,7	797,8
Коэффициент асимметрии (отношение средней разницы к средней величине, в %)	16,6	13,5	11,8	8,5

В скобках указано, в каком полушарии поверхность формации больше.

Таблица 259

Величина поверхности верхней средней и базальной височных областей, в % (С. М. Блинков, 1940)

К гл. XIII, § 8

Наблюде- ния	Полушария	Височная область			Итого
		верхняя	средняя	базальная	
1	Правое	24,3	27,2	48,5	100
	Левое	28,6	20,9	50,5	100
2	Правое	27,7	30,6	41,7	100
	Левое	26,5	31,8	41,7	100
3	Правое	27,8	27,3	44,9	100
	Левое	27,0	28,6	44,4	100
4	Правое	27,0	39,7	33,3	100
	Левое	27,2	36,4	36,4	100
5	Правое	42,2	18,1	39,7	100
	Левое	36,1	27,4	36,5	100
6	Правое	31,8	23,1	45,1	100
	Левое	27,5	30,3	42,2	100
7	Правое	26,9	26,0	47,1	100
	Левое	25,6	29,3	45,1	100
8	Правое	29,2	26,8	44,0	100
	Левое	25,0	19,4	55,6	100
9	Правое	32,9	30,2	36,9	100
	Левое	36,5	24,0	39,5	100
10	Правое	33,5	25,5	41,0	100
	Левое	37,0	27,4	35,6	100
Соотношение между средними размерами . . .		30,1	27,3	42,6	100

Таблица 260

Глиальный индекс в коре большого мозга у здоровых
и психических больных

К гл. XIV, § 3

Слой	Здоровые ¹									Больные поле 9; суммарно по 59 наблюдениям пересчитано (Фер)
	поле									
	24 (Шл)	8 (Шл)	9 (Шл)	40 (Шл)	18 (Шл)	17 (Шл)	19 (Ф)	височная кора (ХО)	суммарно по 16 полям ² (Ф)	
I	2,2	8,0	5,5	7,1	13,0	4,0	—	—	—	—
II	1,3	0,8	0,8	0,4	0,5	0,3	1,09	1,53	1,24	1,3
III ₁		1,8	1,5	1,1	1,1					2,2
III ₂	2,5	4,0	3,0	2,4	1,5	0,5	1,71	1,83	1,70	4,6
III ₃		2,7	3,5	3,2	—					—
IV _a						0,6				
IV _b	—	1,6	1,0	1,0	0,5	1,0	1,72	2,06	1,65	2,0
IV _c						0,5				
V _a	2,5	2,1	2,3	2,0	1,0	1,2	1,96	1,27	1,98	2,6
V _b	4,0	4,7	4,3	4,7	1,0	1,2	1,96	1,27	1,98	4,9
VI	3,0	3,7	2,3	4,0	1,0	0,5	1,86		1,83	2,2
VII	4,7	5,3	6,8	7,0	3,4	4,5				

¹ (Фер) — Ферреро (1947), подсчеты на 20-микронных срезах; (Ф) — Фриде (1953), подсчеты на 5-микронных срезах; (ХО) — Хокинс и Ольшевский (1960), измерения на 20-микронных срезах; (Шл) — Шлоте (1959), подсчеты на 25-микронных срезах;

² Поля — 4, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 17, 18, 19, 20, 21, 33, 38, 39, 46.

Таблица 261

Глиальный индекс (средние величины) в поле 9 у психических
больных (Ферреро, 1947)

К гл. XIV, § 3

Слой	Прогрессивный паралич	Хронический алкоголизм	Олигофрения	Шизофрения	Старческое слабоумие
II	1,5	1,9	1,5	1,2	1,3
III _a	3,0	2,4	2,5	2,3	2,0
III _b	6,0	5,2	5,0	4,7	4,8
IV	3,0	2,7	2,0	1,8	1,8
V _a	3,5	2,6	3,0	2,7	2,3
V _b	7,0	6,5	5,5	5,3	3,5
VI _a	3,0	2,6	2,6	2,3	2,1
VI _b	7,0	5,0	4,8	5,3	5,3

Т а б л и ц а 262

Глиальный индекс в подкорковых образованиях у человека (Фриде, 1953)

К гл. XIV, § 3

Формация	В среднем	Колебания
Хвостатое тело	2,2	От 2,1 до 2,3
Скорлупа	2,2	» 2,2 » 2,3
Зрительный бугор	2,6	» 2,4 » 2,8
Сосковидное тело	2,5	» 2,4 » 2,6
Черное вещество	2,6	» 2,3 » 2,9
Задний холм	2,3	» 2,1 » 2,5
Зубчатое ядро мозжечка	6,0	» 5,2 » 7,5
Ядра моста	1,9	» 1,8 » 2,0
Олива нижняя	3,1	» 2,6 » 3,6

Т а б л и ц а 263

Глиальный индекс в формациях *supranucleus medialis dorsalis* зрительного бугра у людей без поражения мозга, у кататоников и параноиков (Хемпель и Трефф, 1959)

К гл. XIV, § 3

Формации	Здоровые	Больные	
		кататонией	паранойей
Nucleus medialis	2,9	4,9	4,8
» intermedius	4,0	4,8	4,9
» lateralis	4,7	7,3	6,6
» dorso-medialis	3,1	4,0	4,0
» ventro-medialis	3,3	4,4	4,0
» dorso-lateralis	4,7	5,8	5,8
» posterior	4,5	5,0	5,7

Т а б л и ц а 264

Глиальный индекс в стволовых ядрах (С. М. Блинков, 1963)

К гл. XIV, § 3

Двигательные ядра черепномозговых нервов	Чувствительные ядра черепномозговых нервов
Ядро глазодвигательного нерва от 28 до 36	Дорсальное кохлеарное от II до 20
Ядро блокового нерва от 18 до 35	Вестибулярное медиальное (Швальбе) от 10 до 28
Ядро тройничного нерва от 30 до 45	Вестибулярное верхнее (Бехтерева) от 20 до 40
Ядро отводящего нерва от 24 до 44	
Ядро лицевого нерва от 34 до 73	
Ядра ретикулярной формации:	
Гигантоклеточное от 26 до 39	Locus coeruleus от 10 до 23
Парагигантоклеточное от 24 до 45	Нижняя олива от 7 до 15

Таблица 265

Глиальный индекс в формах *supranucleus medialis dorsalis* зрительного бугра у людей различного возраста без заболевания мозга (Хемпель и Трефф, 1959)

К гл. XIV, § 3

Ядра	Возраст				
	61½ лет	24 года	38 лет	40 лет	61 год
Nucleus medialis	2,7	2,8	3,0	3,5	2,6
» intermedialis	3,9	3,5	4,1	4,5	3,8
» lateralis	4,5	4,1	5,1	4,0	4,6
» dorso-medialis	3,0	2,8	3,3	3,0	2,7
» ventro-medialis	3,2	2,9	4,0	3,7	2,9
» dorso-lateralis	4,7	4,6	4,4	4,5	4,1
» posterior	4,2	4,7	4,8	4,4	4,4

Таблица 266

Глиальный индекс в ядрах мозгового ствола у людей различного возраста (С. М. Блинков)

К гл. XIV, § 3

Возраст	Ядра										Нижняя олива
	III	IV	V двига- тельное	VI	VII	дор- сальное (улит- ковое)	вестибулярное		ретикулярная формация ¹		
							ме- диаль- ное	верхнее	gig	pgd	
26—27 лет	28	35	32	25,5	45,5	13	20	26	32,5	31,5	8,5
61—82 года	36	18	42	38	66	14,5	19	35	34	35	15

¹ gig — гигантоклеточное ядро ретикулярной формации; pgd — дорсальное парагигантоклеточное ядро ретикулярной формации.

Таблица 267

Глиальный индекс в коре человека и животных (Фриде, 1954)

К гл. XIV, § 3

Слой	Человек	Лошадь	Корова	Свинья	Кролик	Мышь
II	1,24	0,80	0,76	0,87		
III	1,70				III 0,32	0,29
IV	1,65	1,30	1,33	1,23	IV 0,49	
V	1,98					
VI	1,83	1,58	1,58	1,50	0,47	0,42

Густота располож-
взрослого чело-

Слой	24
I	550
II	400
III _a	—
III _b	500
III _c	—
IV	—
IV _a	—
IV _b	—
IV _c	—
V _a	500
V _b	600
VI	600
VII	700

Густота располож-

Слой	прогрессивный паралич	
	а	ф
	среднее из 2 наблюдений	1 наблюдение
I	390	340
II	730	260
III _a	940	640
III _b	1280	770
III _c	—	—
IV _c	1380	780
V	1160	1460
V _a	1160	1040
V _b	1110	1120
V _c	740	1960
VII		

Количество клеток в
формалине.

Таблица 268

Густота расположения глиальных клеток в коре большого мозга
взрослого человека (количество в $0,01 \text{ мм}^3$) (Шлоте, 1959)

К гл. XIV, § 4

Слой	Поле					
	24	28	■	40	18	17
I	550	400	550	500	650	400
II	400	450	550	500	650	500
III _a	—	450	550	600	800	—
III _b	500	600	600	600	900	500
III _c	—	650	700	650	—	—
IV	—	700	700	650	800	—
IV _a	—	—	—	—	—	900
IV _b	—	—	—	—	—	700
IV _c	—	—	—	—	—	850
V _a	500	650	700	700	800	750
V _b	600	700	650	800	800	750
VI	600	750	700	800	800	750
VII	700	800	750	850	850	900

Таблица 269

Густота расположения глиальных клеток в поле 9 у больных

(Ферреро, 1947)

К гл. XIV, § 4

Слой	Поле 9 у больных								
	прогрессивный паралич		хронический алкоголизм		олигофрения		шизо-френия	старческое слабоумие	
	а	ф	а	ф	а	ф	а	а	ф
	среднее из 2 наблюдений	1 наблюдение	среднее из 7 наблюдений	среднее из 12 наблюдений	среднее из 7 наблюдений	среднее из 2 наблюдений	среднее из 12 наблюдений	среднее из 10 наблюдений	среднее из 4 наблюдений
I	390	340	690	390	560	350	560	500	500
II	730	260	870	620	770	450	730	660	750
III _a	940	640	750	470	660	560	730	620	620
III _b	1280	770	930	700	890	650	850	820	770
III _c	—	—	—	—	—	—	—	—	—
IV	1380	780	1100	720	1050	430	910	920	870
V _a	1160	1460	770	740	930	500	870	840	830
V _b	1160	1040	850	620	820	290	800	730	680
VI	1110	1120	830	620	840	390	780	760	730
VII	740	1960	950	770	550	160	850	910	940

Количество клеток в $0,01 \text{ мм}^3$. а — фиксация в алкоголе; ф — фиксация в формалине.

Таблица 270

Плотность расположения глиальных клеток в медиальном комплексе ядер зрительного бугра у здоровых и больных (Хемпель и Трефф, 1959)

К гл. XIV, § 4

Формация	Психически здоровые		Больные			
			кататонией		паранойей	
	М	V (в %)	М	V (в %)	М	V (в %)
Nucleus medialis	134	11,4	147	9,0	149	10,0
» intermedialis	156	9,6	176	9,1	180	9,0
» lateralis	172	10,4	215	8,3	188	8,3
» dorso-medialis	131	10,0	144	9,3	146	10,1
» ventro-medialis	152	11,0	160	9,1	163	9,3
» dorso-lateralis	168	11,2	172	8,4	173	9,0
» posterior	157	9,2	159	8,0	180	8,7

Среднее количество глиальных клеток в одном поле зрения (М) и коэффициент вариации (V).

Таблица 271

Плотность расположения глиальных клеток в различных формациях мозгового ствола у взрослого человека. Количество клеток ■ 0,01 мм³ (С. М. Блинков)

К гл. XIV, § 4

Формации	Средняя	Колебание
Ядро III, 2 наблюдения	1192	От 1012 до 1372
» IV 2 »	1121	» 1106 » 1136
» V 4 »	942	» 839 » 950
» VI 4 »	910	» 789 » 960
» VII 4 »	750	» 572 » 868
<i>Чувствительные ядра:</i>		
дорсальное кохлеарное, 4 наблюдения	864	» 740 » 1054
вестибулярное медиальное, 4 наблюдения	904	» 834 » 1151
вестибулярное верхнее, 4 наблюдения	983	» 833 » 1078
<i>Ядра ретикулярной формации:</i>		
gig, 4 наблюдения	866	» 761 » 976
pgd, 4 »	940	» 905 » 998
Нижняя олива, 4 наблюдения	1029	» 805 » 1224
Locus coeruleus 4 »	978	» 906 » 1131
<i>Четверохолмная пластинка:</i>		
верхний холм, 2 наблюдения	1318	» 1321 » 1315
нижний холм, 10 наблюдений	1203	» 991 » 1381

Таблица 272
Плотность расположения глиальных клеток в нервах и проводящих путях взрослого человека. Количество клеток в $0,01 \text{ мм}^3$.
В скобках указано квадратическое отклонение (Фриде, 1961)

К гл. XIV, § 4

Формация	Количество клеток
Мезенцефалический корешок тройничного нерва	520 (60)
Fasciculus gracilis	890 (100)
Corpus trapezoideum	300 (50)
Fasciculus arcuatus ventralis	510 (80)
» longitudinalis posterior (каудальная часть)	390 (60)
» » (краниальная часть)	400 (70)
Fasciculus cuneatus	650 (60)
Tractus spinocerebellaris	320 (70)
Corpus restiforme	420 (50)
Tractus pyramidae (decussatio)	600 (80)
» » (m. oblongata)	550 (110)
» » (pes pedunculi)	480 (110)
» » (capsula interna)	370 (100)
Brachium conjunctivum (проксимальн.)	540 (100)
» » (дистальн.)	450 (90)
Thalamus (lamella externa)	590 (100)
Radiatio optica	960 (130)
Radix descendens n. V	1000 (230)
Белое вещество мозжечка	610 (70)
» » под корой мозжечка	680 (80)
Tractus pontocerebellaris	640 (80)
» frontopontinus (peduncula)	970 (80)
» » (capsula)	910 (100)
Commissura anterior	1410 (110)
Tractus thalamo-mamillaris	860 (80)
Corpus callosum	850 (90)
Substantia alba (polus frontalis)	1410 (100)
» » (» temporalis)	1300 (130)
» » (parieto-centralis)	1140 (110)
Tactus solitarius	1640 (260)

Таблица 273

Плотность расположения глиальных клеток в онтогенезе у человека.
Количество клеток в $0,01 \text{ мм}^3 \pm$ квадратическое отклонение
(Фриде, 1961)

К гл. XIV, § 4

Возраст	Пирамидный пучок во внутренней сумке	Белое вещество теменной доли	Белое вещество височной доли
Плод 6 месяцев	240 ± 60	340 ± 90	790 ± 120
» 8 »	1360 ± 150	650 ± 80	640 ± 80
Новорожденный	1550 ± 100	730 ± 100	620 ± 50
Ребенок 5 месяцев	1240 ± 100	1180 ± 100	600 ± 80
» 10 »	930 ± 100	1060 ± 80	1200 ± 90
» 15 »	810 ± 90	1230 ± 110	1240 ± 130
» 4 лет	670 ± 70	1140 ± 140	1240 ± 130
Взрослый	540 ± 100	1140 ± 110	1290 ± 120

Таблица 274

Плотность расположения глиальных и ганглиозных клеток в коре верхней лобной извилины у человека. Среднее количество клеток в единице объема (А. Я. Арутюнова, 1938)

К гл. XI, § 4

Возраст	Глиальная клетка	Ганглиозная клетка
Новорожденный	3,6—4,0	20—26
7 лет	5,0	18,2
8 »	5,8	13,4
25 »	9,8	10,0
32 года	9,9	9,6
47 лет	10,6	9,3
54 года	11,2	8,0
67 лет	11,4	7,3
72 года	11,5	4,1—6,0

Таблица 275

Количество глиальных клеток-сателлитов в двигательной коре большого мозга у человека различного возраста (Броунсон, 1955)

К гл. XIV, § 4

Возраст	Количество сателлитов					Количество нейронов	Общее количество нейронов с сателлитами $b+c+d+e$	Относительное количество нейронов с сателлитами $b+c+d+e$	Общее количество сателлитов на 50 нейронов	Количество сателлитов на 1 нейрон в среднем
	0	1	2	3	4					
	a	b	c	d	e					
Новорожденный	3	6	23	14	4	50	47	0,94	110	2,20
16 дней	6	19	14	10	1	50	44	0,88	81	1,62
6 лет	7	24	16	3	0	50	40	0,80	60	1,30
49 »	25	23	2	0	0	50	25	0,50	27	0,54
52 »	30	18	2	0	0	50	20	0,40	22	0,44
54 »	32	17	1	0	0	50	18	0,36	19	0,38
57 »	29	17	4	0	0	50	21	0,42	25	0,50
59 »	27	17	6	0	0	50	23	0,46	29	0,58
64 »	24	22	4	0	0	50	26	0,52	30	0,60
66 »	27	20	3	0	0	50	23	0,47	26	0,52
67 »	22	23	4	1	0	50	28	0,56	34	0,68
68 »	23	23	3	1	0	50	27	0,54	32	0,64
70 »	21	23	5	1	0	50	29	0,58	36	0,76

В графе «Количество сателлитов» 0 означает количество нейронов без сателлитов, 1 — количество нейронов с одним сателлитом и т. д.

Густота расположения ядер

Nucleus medialis
intermedialis
lateralis
dorso-medialis
ventro-medialis
dorso-lateralis
posterior

Среднее количество вариации (V).

Густота расположения у молодых и пожилых

Возраст	Двигательные			
	III	IV	V	V
26 и 27 лет	1012	1106	886	34
61 и 82 года	1372	1136	902	87

fig — гигантоклеточность

Соотношение между перинейрональными сателлитами у людей различного возраста

Возраст (в годах)	O : A : M
31/2	42 : 46 : 12
6	50 : 34 : 12
7	48 : 34 : 12
18	46 : 34 : 12
38	54 : 39 : 15
39	48 : 38 : 8
40	58 : 46 : 6
	65 : 38 : 4
	65 : 33 : 2

O — олигодендроглиоз

1/214 С. М. Блинов

Таблица 276
Густота расположения глиальных клеток в медиальном комплексе ядер зрительного бугра (Хемпель и Трефф)

К гл. XIV, § 4

Формация	Ребенок 61/2 лет		24 года		38 лет		40 лет		61 год	
	M	V	M	V	M	V	M	V	M	V
Nucleus medialis	120	12	133	12	136	9	148	11	132	13
» intermedialis	153	7	150	8	149	13	172	12	154	8
» lateralis	183	8	170	11	172	11	162	11	171	11
» dorso-medialis	127	12	123	9	140	9	139	■	126	11
» ventro-medialis	134	9	163	9	153	12	163	11	148	14
» dorso-lateralis	184	11	162	12	163	12	165	11	166	10
» posterior	151	10	168	9	155	8	156	10	157	9

Среднее количество клеток в одном поле зрения (M) и коэффициент вариации (V).

Таблица 277

Густота расположения глиальных клеток в стволовых ядрах у молодых и пожилых людей. Количество клеток в 0,01 мм³ (С. М. Блинков, 1963)

К гл. XIV, § 4

Возраст	Двигательные ядра					Чувствительные ядра			Ядра ретик. формации		Нижняя олива	Locus coeruleus
	III	IV	V	VI	VII	кохлеарное дорсальное	вестибулярное		gig	pgd		
							медиальное	верхнее				
26 и 27 лет	1012	1106	886	946	662	784	777	983	813	921	889	918
61 и 82 года	1372	1136	902	874	838	944	1032	916	918	968	1169	1033

gig — гигантоклеточное ядро; pgd — дорсальное парагигантоклеточное ядро.

Таблица 278

Соотношение между количеством 3 типов глиальных клеток среди перинейрональных сателлитов гигантских клеток двигательной коры у людей различного возраста, в % (Броунсон, 1956)

К гл. XIV, § 5

Возраст (в годах)	O : A : M	Возраст (в годах)	O : A : M	Возраст (в годах)	O : A : M
31/2	42 : 46 : 12	40	50 : 44 : 6	59	48 : 42 : 10
6	50 : 34 : 12	44	48 : 40 : 12	64	46 : 38 : 16
6	48 : 34 : 18	44	50 : 39 : 11	64	54 : 38 : 8
7	46 : 39 : 15	45	57 : 35 : 8	66	50 : 44 : 6
18	54 : 38 : 8	50	54 : 40 : 46	69	42 : 46 : 12
38	48 : 46 : ■	54	50 : 36 : 14	70	42 : 46 : 12
39	58 : 38 : 4	55	55 : 41 : 4	76	42 : 46 : 12
40	65 : 33 : 2	57	58 : 38 : 4	89	54 : 36 : 9
				■ среднем	51 : 40 : 3

O — олигодендроглициты; A — астроциты; M — микроглициты.

**Соотношение между количеством трех типов глиальных клеток
в подкорковых образованиях у взрослого человека, ■ %**

(Глис, 1955)
К гл. XIV, § 5

Глиальные клетки	Хвостатое тело	Бледный шар	Зрительный бугор и наружное коленчатое тело	Красное ядро	Substantia nigra zona compacta
Астроциты	54	—	30—40	—	—
Олигодендроглиозиты	40	57	54—62	77,5	62
Микроглиозиты . . .	6	—	6—8	—	—

Таблица 280

**Количество микроглиозитов, свободных и сателлитов, в формациях
головного мозга макака (Девульф, 1937)**

Формация	К	Св.	Ст. кл.	Ст. сос.
Внутренняя сумка	41,7	87	—	13
Зрительный тракт	75,0	80	—	20
Белое вещество лобной доли . . .	50,0	85	—	15
Молекулярный слой коры моз- жечка	50,0	75	—	25
Субикулум	50,0		17	32
Энторинальная область	66,0	66	4	30
Неокортекс лобной доли (гранулярное поле)				
слой I	66,0	49	—	51
» II	52,8	19	44	37
» III	58,3	24	46	40
» IV	52,8	16	43	41
» V	41,7	40	28	32
» VI	41,7	51	23	26
Кора височной доли (поле 36)				
слой I	55,0	58	—	42
» II	55,0	30	42	28
» III	55,0	16	50	34
» IV	54,2	34	35	31
» V	52,8	24	50	26
» VI	66,0	60	20	20
Аммонов пор Stratum oriens:	55,0	59	19	22
слой пирамидных клеток . . .	63,9	15	71	14
радиарный слой	66,0	81,5	6	12,5
VI—VII слой	35,0	74	5	21
Fascia dentata	51,4	60	8	32
Хвостатое тело	54,2	41	38	21

Таблица 279

Формация

Зрительный бугор

серая спайка

n. externus

Нижняя олива

Ядро подъязычного нерва

Nucleus gigantocellularis

Медальное вестиб. ядро

Супраоптическое ядро

Паравентрикулярное ядро

Ядра серого бугра

К — общее количество
микроглиозитов (в %), Ст. кл.
сосудов (в %).

Количество
эндотелия

Вид

Человек (6)

Собака . . .

Кошка . . .

Количество яд

м

Формация

Лобно-теменная

Area striata . . .

Суммарно в

полях

Белое вещество

Зрительный б

Гипоталамус

Мост и продо

Формация	К	Св.	Ст. кл.	Ст. сос.
Зрительный бугор				
серая спайка	75,0—77,8	70—82		18—30
n. externus	75 —83,3	47—52	16—22	24—27
Нижняя олива	86,1	69	15	18
Ядро подъязычного нерва	58,3	68	17	15
Nucleus gigantocellularis	58,3	77		23
Медиальное вестиб. ядро	66,0	64	13	23
Супраоптическое ядро	66,0	63	16	21
Паравентрикулярное ядро	55,5	48	29	23
Ядра серого бугра	50,5	87		13

К — общее количество микроглиоцитов ■ 0,01 мм³, Св — свободные микроглиоциты (в ‰), Ст. кл. — сателлиты клеток (в ‰), Ст. сос. — сателлиты сосудов (в ‰).

Таблица 281

Количество ядер ганглиозных, глиальных и эндотелиальных клеток (суммарно) в 0,01 мм³

(Геллер и Эллиот, 1954)

К гл. XIV, § 6

Вид	Кора большого мозга	Кора мозжечка	Мозолистое тело
Человек (биопсия)	1310	8520	—
Собака	1480	5680	1450
Кошка	1280	—	1356

Таблица 282

Количество ядер в 0,01 мг различных формаций головного мозга у крысы (Нюрнбергер, 1958)

К гл. XIV, § 6

Формации	Количество всех ядер	Количество ядер глиальных и эндотелиальных клеток вместе
Лобно-теменная кора	1190	970
Area striata	940	800
Суммарно ■ разных корковых полях	960	740
Белое вещество полушария	780	780
Зрительный бугор	1210	980
Гипоталамус	1790	1610
Мост и продолговатый мозг	1130	950

Таблица 283

Длина внутреннего периметра стенки позвоночной артерии.
Средняя и ее ошибка, ■ мм (Нейманис, 1956)

К гл. XV, § 1

Возраст (в годах)	При отсутствии атероматоза			Все наблюдения, включая случаи атероматоза		
	число на- блюдений	слева	справа	число на- блюдений	слева	справа
11—20	13	8,3 ± 0,3	6,7 ± 0,5	15	8,3 ± 0,3	7,0 ± 0,6
21—30	13	8,2 ± 0,5	7,4 ± 0,4	18	8,2 ± 0,4	7,5 ± 0,3
31—40	16	7,8 ± 0,3	7,7 ± 0,3	30	7,9 ± 0,2	7,7 ± 0,2
41—50	28	8,6 ± 0,2	7,2 ± 0,3	64	8,5 ± 0,2	7,6 ± 0,2
51—60	32	8,4 ± 0,2	7,1 ± 0,3	103	8,5 ± 0,2	7,9 ± 0,2
61—70	33	8,7 ± 0,3	7,0 ± 0,3	109	8,6 ± 0,2	7,6 ± 0,2
71—80	—	—	—	67	8,5 ± 0,2	8,1 ± 0,3
81—90	—	—	—	12	8,0 ± 0,8	7,9 ± 0,9

Таблица 284

Диаметр левых и правых мозговых артерий у взрослого человека,
в мм (Гейлова и Кментова Склеска, 1955)

К гл. XV, § 1

Название артерии	Правая	Левая
Arteria carotis communis	5,78 ± 0,16	5,71 ± 0,13
» » externa	3,87 ± 0,19	3,92 ± 0,16
» » interna	4,18 ± 0,05	4,27 ± 0,14
» » intracranialis	3,24 ± 0,09	3,47 ± 0,14
» cerebri anterior	2,4 ± 0,06	2,01 ± 0,05
» » media	2,63 ± 0,08	2,69 ± 0,06
» communicans posterior	1,30 ± 0,12	1,16 ± 0,1
» cerebri posterior	2,06 ± 0,1	2,11 ± 0,07
» basilaris	2,86 ± 0,07	—
» vertebralis	2,41 ± 0,01	2,59 ± 0,09
» meningea media	1,24 ± 0,08	1,13 ± 0,08

Таблица 285

Относительные размеры (в %) диаметра мозговых артерий
у человека (Гейлова и Кментова Склеска, 1955)

К гл. XV, § 1

Название артерии	Плод весом от 1,5 до 2,45 кг	Новорожден- ные весом от 2,5 до 4,8 кг	Взрослые
Arteria carotis interna intracranialis . .	100	100	100
Arteria cerebri anterior	71,4	70,2	61,8
» cerebri media	79,0	80,5	79,2
» communicans posterior	68,8	50,3	36,7
» vertebralis	77,9	74,6	74,5
» basilaris	93,4	93,9	85,1
» cerebri posterior	79,3	66,6	62,2
» meningea media	66,4	62,9	35,3

Т а б л и ц а 286

Средний диаметр капилляров в мозгу лягушки (*Rana pipiens*), акулы (*Squalis Sucklii*) и крысы (*Rattus norvegicus*) в μK (Крэйджи, 1938)

К гл. XV, § 2

Формации	Лягушка	Акула	Крысы
Fasciculus longitudinalis medialis	6,1	5,1	3,6
Nucleus XII	6,4	5,9	3,6
» motorius VII	5,5	—	3,5
Мозжечок, молекулярный слой коры	4,9	4,9	3,7
» зернистый слой	5,8	5,5	—
Nucleus dorsalis VIII (cochlearis)	6,0	—	—
Corpus striatum, pars ventr	5,6	5,3	—
Нейропилъ corpus striatum	4,9	—	—
Primordium hippocampi	5,6	4,8	3,1
» pallii dorsalis	5,5	5,0	—
Средняя величина	5,6	5,6	3,4

Т а б л и ц а 287

Диаметр капилляров и эритроцитов у человека и животных, в μK .
Измерения капилляров и эритроцитов произведены одновременно на препаратах, окрашенных по Эросу (Б. Н. Клоковский и В. П. Шафронова, 1962)

К гл. XV, § 2

Диаметры	Человек	Собака	Кошка	Кролик
Диаметр капилляров	4,2	2,9	4,4	4,2
» эритроцитов	3,8	3,3	5,8	6,6

Т а б л и ц а 288

Объем капилляров, поверхность стенки капилляров и соотношение между поверхностью стенки и объемом крови в различных формациях мозга лягушки (Крэйджи, 1938)

К гл. XV, § 2

Формация	Объем капилляров в 0,001 мм^3 свежей мозговой ткани (в μK^3)	Поверхность стенок капилляров в 0,001 мм^3 свежей ткани (в μK^2)	Площадь, с которой соприкасается 1 мм^3 крови (в мм^2)
Fasciculus longitudinalis medialis	3 159	1859	588,5
Nucleus XII	4 426	2665	579,5
» motorius VII	5 853	3967	677,8
Кора мозжечка, молекулярный слой	3 367	2494	740,7
» зернистый слой	4 150	2594	625,1
Nucleus cochlearis	14 232	8756	615,2
Corpus striatum, pars ventralis	3 261	2104	645,2
Нейропилъ corpus striatum	2 038	1510	740,9
Primordium hippocampi	4 559	2941	645,1
» pallii dorsalis	3 987	2702	677,7
Средняя	—	—	653,6

Таблица 289

Величина поверхности стенки капилляра, приходящейся на 1 мм³ крови (Крэйджи, 1945)

К гл. XV, § 2

Вид	Величина поверхности в мм ²	Вид	Величина поверхности в мм ²
Человек	500	Лягушка	650
Обезьяна	800	Амблистома	700
Кит	400	Протей	300
Крыса	1200		

Таблица 290

Площадь, занимаемая капиллярами на проекции микроскопического среза, в процентах и объему мозгового вещества у кошки

К гл. XV, § 2

Формации	%	Автор
Кора	7,0	(Пфейфер, 1928)
» обонятельного мозга	3,0—4,0	Он же
Красное ядро	5,4	» »
Центральное серое вещество сильвиева водопровода	3,5	» »
Межножковое ядро	3,2	» »
Серое вещество в среднем	5,1	(Окамура, 1959)
Белое вещество в среднем	1,9	Он же
Кора большого мозга	5,4	» »
Слой I коры	4,2	» »
Слои II, III и IV коры	6,5	» »
Белое вещество извилин	2,7	» »
Подкорковые узлы	5,0	» »
Зрительный бугор	4,4	» »
Гипоталамус	5,3	» »
Спаечные и проекционные системы	2,3	» »
Белое вещество среднего мозга	1,8	» »
Верхнее двухолмие	6,0	» »
Ядро III нерва	5,5	» »
Мозжечок, серое вещество	3,7	(Исикава, 1959)
» белое вещество	2,6	Он же
Варолиев мост, серое вещество	3,9	» »
» белое »	1,5	» »
Продолговатый мозг, серое вещество	3,6	» »
» белое »	1,2	» »
Спинной мозг, серое вещество	2,9	» »
» белое вещество	0,8	» »
Межпозвоночные узлы	2,7	» »
Симпатические узлы	3,4	» »

Длина и

Форм

Кора в области лоб
Кора поля 17
Кора сигмовидной
Кора слуховая
Аммонова кора
Хвостатое тело
Скорлупа
Бледный шар
Кора:
передняя лимбическая

задняя
Аммонова кора
Белое вещество по
Мозолистое тело, с
Мозолистое тело п
Хвостатое тело
Скорлупа
Зрительный бугор:
медиальное яд
подушка
сосудовидное т
наружное кол
внутреннее кол
переднее ко
заднее ко

Таблица 291

Длина капиллярной сети у детей
■ возрасте от 1 года до 2¹/₂ лет
(Мао Цзен-жун, 1959)

К гл. XV, § 3

Формация	Длина капилляров в 1 мм ³ мозгового вещества, ■ мм
Кора моторная	867,7
» общечувствитель- ная	813,33
Кора зрительная	722,96
» лобного полюса	601,74
» гиппокамповой извилины	424,74

Таблица 292

Длина капиллярной сети в головном мозгу собаки

К гл. XV, § 3

Формация	Длина капил- ляров в 1 мм ³ мозгового ве- щества в 1 мм	Автор
Кора в области лобного полюса	637	Мао Цзен-жун, 1959
Кора поля 17	716	Он же
Кора сигмовидной извилины	837	» »
Кора слуховая	623	» »
Аммонова кора	523	» »
Хвостатое тело	475	С. М. Блинков и Г. Д. Моисеев, 1961
Скорлупа	512	Они же
Бледный шар	495	» »
Кора: передняя лимбическая область	486	А. С. Арутюнова, С. М. Блинков и М. В. Пуцилло, 1964
задняя	733	Они же
Аммонова кора	465	» »
Белое вещество полушария	184	» »
Мозолистое тело, боковые отделы	114	» »
Мозолистое тело по средней линии	192	» »
Хвостатое тело	458	» »
Скорлупа	525	» »
Зрительный бугор: медиальное ядро	533	» »
подушка	514	» »
сосковидное тело	844	» »
наружное коленчатое тело	941	» »
внутреннее коленчатое тело	517	» »
переднее двухолмие	491	» »
заднее	868	» »

Формация	Длина капилляров в 1 мм ³ мозгового вещества в 1 мм	Автор
Центральное серое вещество сильвиева водопровода	470	А. С. Арутюнова, С. М. Блинков ■ М. В. Пуцилло
Ядро Швальбе	615	Они же
> глазодвигательного нерва	753	» »
> отводящего нерва	509	» »
Чувствительное ядро тройничного нерва	454	» »
Двигательное ядро тройничного нерва	439	» »
Ядро подъязычного нерва	350	» »
Нижняя олива	652	» »
Пирамидный пучок	148	» »

Таблица 293

Длина капилляров (в мм) в головном мозгу кошки
К гл. XV, § 3

Формация	Длина капилляров в 1 мм ³ мозгового вещества
<i>Неокортекс</i>	
Кора gyrus lateralis	1018 (П)
> обонятельного мозга	805 »
> теменной доли	871 (ДВ)
Белое вещество полушария	374 »
Кора теменной доли, слой I	733 » 860 (Кмп)
II	857 » 930 »
III	849 » 1060 »
IV	882 » 1110 »
V	683 » 910 »
VI	799 » 870 »
<i>Гиппокампова область</i>	
Fascia dentata:	
Lamina molecularis	750 (Кмп)
> granularis	540 »
> multiformis	500 »
Аммонов rog	
Lamina radiata	440 »
> pyramidalis	600 »
> oriens	530 »
> molecularis	780 »
<i>Мозжечок</i>	
Молекулярный слой коры	860 »
Зернистый	1120 »
Базальные узлы	770 »
Хвостатое тело	790 » 640 (ДВ)
Скорлупа	490 » 509 (П)
Бледный шар	

Формация	Длина капилляров в 1 мм ³ мозгового вещества
Зрительный бугор	
Латеральный комплекс	790 (Кмп)
Дорсо-медиальный	760 >
Вентральный	870 >
Передний	970 >
Наружное коленчатое тело	990—1350 (Кмп) 795 (ДВ)
Гассеров узел	513 (ДВ)
Симпатический шейный узел	737 >
Периферический нерв	412 >

(П) — по данным Пфейфера (1928); (ДВ) — по данным Данинг и Вольф (1937); (КМП) — по данным Кэмпбелла (1939).

Таблица 294

Колебание длины капилляров в головном мозгу кошки (Кэмпбелл, 1939)

К гл. XV, § 3

Формации	Кошки				
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5
	длина капилляров в 1 мм ³ мозгового вещества (в мм)				
<i>Базальные узлы</i>					
Бледный шар	571	649	264	425	538
Скорлупа	885	1058	586	725	689
Хвостатое тело	954	1017	631	590	661
<i>Зрительный бугор</i>					
Латеральное ядро	846	919	781	—	631
Дорсо-медиальное ядро	732	966	722	—	607
Вентральное ядро	1074	1049	844	630	752
Переднее ядро	1195	1046	834	—	827
<i>Наружное коленчатое тело</i>					
Дорсальная часть В	—	1051	1144	698	1077
„ „ А ₁	—	1441	1185	1115	1190
„ „ А	—	1546	1383	1209	1267
<i>Теменная кора</i>					
Слой I	974	1075	720	880	673
„ II	949	1233	823	872	796
„ III	1200	1239	963	1089	819
„ IV	1137	1425	984	1037	958
„ V	1073	1055	810	830	804
„ VI	1088	1032	754	779	721

Формации	Кошки				
	№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5
	длина капилляров в 1 мм ³ мозгового вещества (в мм)				
<i>Gyrus dentatus</i>					
Молекулярный слой	737	909	710	—	633
Гранулярный	543	665	510	—	448
Мультиформный	554	594	422	—	438
<i>Аммонов рог</i>					
Lamina molecularis	892	905	706	—	628
» radiata	549	582	363	—	366
» pyramidalis	603	810	492	—	509
» oriens	546	596	531	—	438
<i>Кора мозжечка</i>					
Lamina molecularis	911	996	718	865	800
» granularis	1240	1386	804	1093	1071

Таблица 295
Длина капилляров в головном мозгу кролика
К гл. XV, § 3

Формации	Длина капилляров в 1 мм ³ мозгового вещества (в мм)	Автор
Двигательная кора	515	Кобб, 1932
Затылочная »	555	Он же
Обонятельная луковица	1400	Линдгрэн, 1937
Аммонов рог	450	Кобб, 1932
» »	680	Он же
Зубчатая фасция, зернистый слой	400	» »
Белое вещество большого мозга	300	» »

Таблица 296
Длина капилляров в головном мозгу белой крысы
К гл. XV, § 3

Формация	Длина капилляров 1 мм ³ мозгового вещества (в мм)	Автор
Кора большого мозга: I слой	942	Кобб, 1932
III »	1086	Он же
IV »	1208	» »
V »	1029	» »
VI »	789	» »

Формация	Длина капилляров 1 мм ³ мозгового вещества (в мм)	Автор
Прецентральная область	1010	Крэйджи, 1920, 1930, 1945
Теменная область	1155	Он же
Затылочная »	1052	» »
Височная »	1052	» »
Островок »	763	» »
Гиппокамп:		
Stratum moleculare	1090	» »
» radiatum	542	» »
» pyramidale	786	» »
Fascia dentata:		
Stratum moleculare	1059	» »
» granulare	571	» »
» multiforme	699	» »
Поле 10	1247	Райнис, 1961
Палеокортекс (поле 51)	1043	Он же
Мозжечок:		
молекулярный слой коры миндалины	1149	» »
» » » »	935	Крэйджи, 1920, 1930, 1946
зернистый слой коры	1227	» »
Хвостатое тело	1127	Райнис, 1961
Скорлупа	1174	Он же
Зрительный бугор, латеральный комплекс	1229	» »
Зрительный бугор, вентральный комплекс	1239	» »
Зрительный бугор, медиальный комплекс	1147	» »
Наружное коленчатое тело	1181	» »
Внутреннее коленчатое тело	1089	» »
Обонятельная луковица	975	» »
Обонятельный тракт	1105	» »
Задний продольный пучок	340	Крэйджи, 1920, 1930, 1945
Заднее двигательное ядро X нерва	500	Он же
Дорзальное ядро улиткового нерва	1200	» »
Вентромедиальное ядро гипоталамуса	490	» »
Супраоптическое и паравентрикулярное ядра	2000	» »

Таблица 297

Длина капилляров в мозговом стволе и
спинном мозгу белой крысы (Крэйджи, 1920)

К гл. XV, § 3

Формации	Длина (в мм) ка- пилляров в 1 мм ³ мозгового ве- щества
Дорзальное ядро улиткового нерва	1474
Медиальное вестибулярное ядро . . .	1364
Верхнее чувствит. ядро V	1130
Верхняя олива	1121
Нижняя »	1077
Задние рога спинного мозга	1009
Ядро Дейтерса	935
Спинальное ядро тройничного нерва	923
Передний рог спинного мозга	900
Двигательное ядро V	817
Ядро XII	803
Двигательное ядро VII	732
Substantia gelatinosa Rolandi	582
Задний продольный пучок	426
Пирамидный пучок	350
Боковой столб спинного мозга	223
Передний столб »	198
Fasciculus cuneatus на уровне III шей- ного сегмента	184

Таблица 298

Длина капилляров в мозгу у хрящевой рыбы, акулы,
амблистомы и черепахи (Крэйндти, 1945)

К гл. XV, § 3

Формации	Длина капилляров в 1 мм ³ мозгового вещества (в мм)
Хрящевая рыба <i>Hydrolagus</i> (цель- ноголовая)	518
Акула	
»	Серое вещество мозга 47—200
»	Белое вещество мозга 32—58
»	Ядро Роллера 164
»	» Дейтерса 130
Хвостатое земноводное, амбли- стома	Зернистый слой 5
Амблистома	мозжечка 90
Черепаха, <i>Chrysemys</i>	Ядро VIII нерва 353
	» VIII »

Таблица 299

Длина капилляров в мозгу лягушки летом и зимой
во время спячки (Драммон, 1945)

К гл. XV, § 3

Формации	Длина капилляров в 1 мм ³ мозгового вещества, в мм	
	летом	зимой
Ядро подъязычного нерва	119	119
Двигательное ядро блуждающего нерва	125	127
» » тройничного нерва . . .	126	135
» » лицевого нерва	147	143
Спинальное ядро тройничного нерва	155	161
Главное чувств. ядро тройничного нерва . .	170	196
Дорсальное ядро улиткового нерва	353	359
Вентральное ядро улиткового нерва	161	143
Верхняя олива	246	247
Задний продольный пучок	92	91
Дорсо-медиальное ядро миндалины	94	87
Полосатое тело	109	100
Кора мозжечка зернистый слой	148	130
» » молекулярный слой	154	155

Таблица 300

Длина капилляров в мозгу крысы, лягушки и гаттерии (Крэйджи, 1945)

К гл. XV, § 3

Формации	Длина капилляров в 1 мм ³ мозгового вещества в мм		
	крыса	лягушка	гаттерия
Fasciculus longitudinalis med.	426	87	—
Nucleus motorius dorsalis X	817	156	125
» XII	803	115	121
» motorius VII	732	207	—
» motorius V	817	196	69
» fasciculi solitarii	—	155	213
» spinalis V	923	159	58
Cerebellum stratum moleculare	997	147	86
» » granulosum	1227	129	71
Nucleus dentatus	1273	—	—
Oliya superior	1121	324	94
Nucleus sensorius princip. V	1130	247	126
» ventralis VIII (vestib.)	1364	169	241
» dorsalis VIII (cochlearis)	1474	416	—
Primordium hippocampi	—	151	—
» pallii dorsalis	—	141	—
» piriforme	—	112	75
Cortex gyri piriformis	—	153	—
Nucleus medialis septi	—	108	—
Corpus striatum (pars ventralis)	—	—	—

Продолжение табл. 300

Формации	Длина капилляров в 1 мм^3 мозгового вещества в мм		
	крыса	лягушка	гаггерия
Nucleus dorsolateralis amygdalae	—	103	—
» medialis amygdalae	—	—	63
Paleostriatum	—	—	60
Neostriatum (hypopallium ant.)	—	—	140
Hippocampus	—	—	79

Таблица 301

Скорость кровотока в мозгу кошки (Соколов, 1961)

К гл. XV, § 3

Формация	мл	Формация	мл
Кора соматосенсорной зоны	138	Зрительный тракт	27
Кора слуховой зоны	130	Верхнее двухолмие	115
» зрительной »	125	Нижнее »	180
» обонятельной »	77	Верхняя олива	117
Белое вещество больших полушарий	23	Ретикулярная формация моста	59
Внутреннее коленчатое тело	122	Мозжечок, кора	69
Наружное коленчатое тело	121	» ядра	79
Зрительный бугор	103	» белое вещество	24
Гипоталамус	84	Вестибулярные ядра	91
Хвостатое тело	110	Кохлеарные	87
Гиппокамп	61	Пирамидный путь	26
		Спинной мозг, серое вещество	63
		Спинной мозг, белое вещество	14

мл — количество миллилитров крови, протекающей в течение одной минуты через 100 г мозгового вещества.

Таблица 302

Густота расположения, а также величина поверхности тел нейронов и длина капилляров у кошки (Даннинг и Вольф, 1937)

К гл. XV, § 4

Формация	Количество нейронов в 1 мм^3 мозгового вещества	Поверхность тел нейронов в 1 мм^3 мозгового вещества (в мм^2)	Длина капилляров в 1 мм^3 мозгового вещества (в мм)
I слой коры теменной области	334	6	733
IV » » »	1826	59	822
Верхний шейный симпатический узел	600	73	799
Гассеров узел	1400	126	547

размеры те
Б. Н.

Ядро Дейтерса, крупная
» мелкая
Межкорешковое ядро
Межкорешковое, мелкая
Ядро Бехтерева, крупная
» мелкая
Ядро Роллера, крупная
» мелкая
Ядро Швальбе, крупная
» мелкая
Ядро мезенцефалической
века
Ядро мезенцефалической
лика
Ядро мезенцефалической
»
»
крысы
Ядро мезенцефалической

А — размер профилей
расположенных во всех
верхности тела нейрона.

Кровоснабжение мо

Орган	Прохождение крови см/мин/100 г
Мозг	53,6
Миокард	84
Почка	420
Мышца	2,7
Кожа	12,6
См/мин/100 г — ко- мозгового вещества за потребляемого 100 г мо	

Таблица 303

Размеры тел нейронов и длина капилляров у кошки
(Б. Н. Клосовский и Е. Н. Космарская, 1961))

К гл. XV, § 4

Ядра	А	Б
Ядро Дейтерса, крупная клетка	4002	796
» » мелкая »	1800	714
Межкорешковое ядро (Клосовского), крупная клетка	1254	413
Межкорешковое, мелкая клетка	544	268
Ядро Бехтерева, крупная клетка	630	307
» » мелкая клетка	252	268
Ядро Роллера, крупная клетка	612	369
» » мелкая клетка	288	283
Ядро Швальбе, крупная клетка	612	332
» » мелкая клетка	252	284
Ядро мезенцефалического корешка V нерва у человека	3905	718
Ядро мезенцефалического корешка V нерва у кролика	3315	772
Ядро мезенцефалического корешка V нерва у кошки	2475	753
» » » » » собаки	1995	829
» » » » » белой крысы	812	384
Ядро мезенцефалического корешка V нерва у крота	589	411

А — размер профильного поля нейрона; Б — общая длина капилляров, расположенных во всех плоскостях на расстоянии не более 25 мк от поверхности тела нейрона.

Таблица 304

Кровоснабжение мозга и некоторых других органов (Лазорт, 1961)

К гл. XV, § 4

Орган	Прохождение крови см ³ /мин/100 г	Количество крови, протекающей через весь орган в 1 мин	Потребление кислорода		
			см ³ /100 г мин	всем органом	
				см ³ /мин	в % от кислорода, потребляемого всем телом
Мозг	53,6	750	3,3	46	18,4
Миокард	84	252	9,66	29	11,6
Почка	420	1260	6	18	7,2
Мышца	2,7	840	0,16	50	20,0
Кожа	12,6	462	0,33	12	4,8

См³/мин/100 г — количество крови в см³, протекающее через 100 г мозгового вещества за 1 минуту, см³/100 г/мин — количество кислорода, потребляемого 100 г мозгового вещества в течение одной минуты.

Метаболизм в мозгу у людей разного возраста
(Шейнберг и др., 1953)

К гл. XV, § 4

	18—36 (19 человек)	38—55 (15 человек)	56—79 (17 человек)
Скорость кровотока мл/100 г/мин	65,3	60,5	50,6
Цереброваскулярное сопротивление в мм рт. ст.	1,34	1,59	2,03
Потребление кислорода в мл O_2 /100/г мин	3,84	4,01	3,32

Абовян В. А.
переходны
и функции
Агеева - М а
обоняния
нейрохир.,
Акилова А.
Тр. ВММА
Александр
Алтухов Н
возрастом
Аранович
дов и нов
Артюхина
Автораф.
Арутюнов
онтогенез
Арутюнов
реакции
Арутюнов
соотноше
ных участ
Арутюнов
клеток у
Балашова
мозга у
Белова Т.
ших обез
Балясов К
Многого
Беков Д. К
рушение
241—253
Беляев В
нервов.
А. Н. М
Беляев В

ЛИТЕРАТУРА

- Абовян В. А., Глезер И. И. и Мохова Г. М. Структура центральной и переходных зон коркового конца слухового анализатора. В кн.: Структура и функции анализаторов человека ■ онтогенезе. М., 1961, 202—211.
- Агеева-Майкова О. Г. и Блинков С. М. Одностороннее понижение обоняния при гомолатеральном поражении крючковидной извилины. *Вопр. нейрохир.*, 1943, 3, 45—50.
- Акилова А. Т. Методика изготовления коррозионных препаратов сосудов. *Тр. ВММА*, 1944, III, 2, 73—80.
- Александровская М. М. Нейроглия при различных психозах. М., 1950.
- Алтухов Н. В. Энцефалометрические исследования мозга в связи с полом, возрастом и черепным указателем. М., 1891.
- Аранович Г. Д. Морфология артерий головного мозга у человеческих плодов и новорожденных. Л., 1939.
- Артюхина Н. И. Сравнительное изучение красного ядра млекопитающих. Автореф. дисс. М., 1952.
- Арутюнова А. С. Рост слуховой коры и внутреннего коленчатого тела в онтогенезе человека. *Докл. АН СССР*, 1951, 88, 3, 609—612.
- Арутюнова А. С. и Блинков С. М. Латентный период двигательной реакции при гемианопсии. *Журн. высш. нервн. деят.*, 1962, 3, 432—436.
- Арутюнова А. С., Блинков С. М. и Пуцилло М. В. О количественных соотношениях между капиллярами и клеточными элементами в сдавленных участках мозга. *Вопр. нейрохир.*, 1964, 2.
- Арутюнова А. Я. Возрастные изменения количества нервных и глиозных клеток у человека. *Азерб. мед. журн.*, 1938, 1, 150—155.
- Балашова Е. Г. О соотношении нервных клеток и капилляров головного мозга у взрослых животных. *Бюлл. exper. биол. и мед.*, 1956, 42, 7, 71—74.
- Белова Т. И. Строение прецентральной области коры головного мозга низших обезьян в связи с особенностями экологии. *Арх. анат.*, 1957, 3, 15—22.
- Балясов К. Д. Строение венозных синусов черепа и головного мозга. В кн.: *Многотомное руководство по неврологии*, т. 1. М., 1957, 318—326.
- Бекков Д. Б. Различия в строении глубоких вен головного мозга. В кн.: *Нарушение кровообращения при поражениях головного мозга*. М., 1956, 241—253.
- Беляев В. И. Внутривольное пучковое строение тройничного и лицевого нервов. В кн.: *Внутривольное строение периферических нервов*, под ред. А. Н. Максименкова. Л., 1963.
- Беляев В. И. Количество и процентное соотношение мякотных нервных волокон разных диаметров в тройничном и лицевом нервах. В кн.: *Внутривольное строение периферических нервов*, под ред. А. Н. Максименкова. Л., 1963.
- Белянский В. А. Метод тотальной и одномоментной окраски кровеносных сосудов. *Тр. Всесоюз. о-ва физиологов, биохимиков и фармакологов*, 1952, 1, 77—78.
- Бехтерев В. М. Основы учения о функциях мозга, в. III. СПб., 1905.
- Бец В. А. О подробностях строения мозговой корки. *Избр. труды*. М., 1950, 187.

- Блинков С. М. Вариабильность строения коры большого мозга. Сообщ. 2. Тр. Ин-та мозга, 1936, т. II, 77—155. Сообщ. 3. там же, 1938, т. III, IV, 313—362. Сообщ. 4, там же, т. V, 1940, 158—198.
- Блинков С. М. О сходстве и различии между слуховой и двигательной корой. Невропатол. и психиат., 1941, X, 2.
- Блинков С. М. Височная область. В кн.: Цитоархитектоника коры большого мозга человека, под ред. Саркисова, 1949, 344.
- Блинков С. М. Височная область. В кн.: Атлас цитоархитектоники коры большого мозга человека, под ред. Саркисова, 1955, 168—212.
- Блинков С. М. Об артериальной сети в мягкой мозговой оболочке полушарий большого мозга при арахноидэндотелиомах. Вопр. нейрохир., 1955, 3, 20—27.
- Блинков С. М. О добавочном ядре лицевого нерва и о перекресте корешковых волокон его главного ядра у человека. Журн. невропатол. и психиат., 1961, 2, 265—270.
- Блинков С. М. Глиальный индекс и густота расположения глиальных клеток в мозговом стволе человека. Арх. анат., 1963, 7; 42—47.
- Блинков С. М. и Егоров Б. Г. О топографии нейроэктодермальных внутримозговых опухолей. Вопр. нейрохир., 1962, 1, 5—11.
- Блинков С. М. и Зворыкин В. П. Размеры слуховой коры и внутреннего коленчатого тела у человека и обезьян. Докл. АН СССР, 1950, 74, 1, 123—126.
- Блинков С. М. и Моисеев Г. Д. Определение плотности капиллярной сети в органах и тканях человека и животных независимо от толщины микротомного среза. Докл. АН СССР, 1961, 140, 2, 465—468.
- Блинков С. М. и Чернышев А. С. К вопросу о вариациях мозолистого тела мозга человека. Сб., посвящ. П. О. Эмдину. Ростов н/Д, 1936, 381—387.
- Блумен у Л. В. Мозг человека. II изд. М.-Л., 1925.
- Богомолец А. Über den Blutdruck in den kleinen Arterien und Venen (den Kapillaren nahestehenden) unter normalen und gewissen pathologischen Verhältnissen. Pflügers Arch. ges. Physiol., 1911, 121, 1—3, 118—132.
- Борщев В. М. и др. Автоматический анализатор биоструктур АБ-1. Биофизика, 1961, 6, 6.
- Брюсова С. С. Практическое значение топографии корковых сосудов мозга в нейрохирургии. В кн.: II сессия нейрохирургического совета. М., 1938, 117—120.
- Бунак В. В. Макроструктура головного мозга в период роста. В кн.: Анатомические и гистоструктурные особенности детского возраста. М., 1936, 233—329.
- Бурдей Г. Д. Морфология и скелетотопия спинного мозга некоторых экспериментальных животных. Тр. Саратовского гос. мед. ин-та, т. 31. Сб. научных работ кафедры нормальной анатомии, 1960, в. 2, 289—317.
- Бухштаб И. Материалы к вопросу о весе, объеме и удельном весе головного мозга. СПб., 1884.
- Валькер Ф. И. О значении взаимоотношения размеров приводящих и отводящих сосудов для жизнедеятельности органов. Вестн. хир. и погран. обл., 1928, 43—44, 201—207.
- Вермель Е. М. Величина, размножение и рост клеток. В кн.: Рост животных. М., 1935.
- Виноградова В. Г. Количество и процентное соотношение мякотных волокон разных диаметров в корешках шейного утолщения спинного мозга. В кн.: Внутривольное строение периферических нервов, под ред. А. Н. Максименкова. М., 1963, 96—115.
- Вольпин Л. Л. Весовые данные о росте головного мозга у детей. Дисс. СПб., 1902.
- Гавашели О. А. Анатомические особенности зубчатого ядра у человека. В сб.: Вопросы морфологии нервной системы, под ред. В. Н. Терновского. М., 1960, 33—39.

Гиндзе Б. К. см. Hindze.

Глезер И. И. Некоторые новые данные по развитию коркового ядра двигательного анализатора человека в постнатальном онтогенезе. Тр. 2-й конф. по возрастной морфологии и физиологии. 1955, 105—111.

Глезер И. И. Соотношения роста и развития пирамидных клеток различных цитоархитектонических полей лобной доли в постнатальном онтогенезе человека. Вест. МГУ, 1956, 2, 103—112.

Глезер И. И. Соотношение площадей полей прецентральной области в сравнительно-анатомическом ряду приматов. Арх. анат., 1958, 2, 26—29.

Глезер И. И. Количественная характеристика некоторых этапов развития коры лобной доли мозга в постнатальном онтогенезе человека. Тр. 3-ей конф. по возрастной физиологии, морфологии и биохимии. М., 1959, 387—394.

Глезер И. И. О закономерностях роста пирамидных клеток коры лобной доли в постнатальном онтогенезе человека. Вопр. антропол., 1961, 6, 121—128.

Глезер И. И. Особенности ультраструктуры митохондрий нервных клеток новой коры большого мозга белой крысы. Журн. невропатол. (Москва), 1963, 8, 1189—1197.

Глезер И. И. Некоторые новые данные по электронной микроскопии нервной ткани. Журн. невропатол. (Москва), 1963, 1, 144—154.

Глезер И. И. и Зворыкин В. П. Критический обзор некоторых теорий эволюции мозга. II кн.: Некоторые теоретические вопросы строения и деятельности мозга. М., 1960, 138—151.

Гончаренко Л. Е. Развитие чувствительных ядер тройничного нерва человека и их клеточное строение. Арх. анат., 1962, 8, 29—34.

Гринштейн А. М. и Гурвич Е. С. К анатомии и физиологии тройничного нерва. Журн. невропатол. и психиатр., 1916, 15, 2, 271—289.

Гудкова Н. А. О кровоснабжении нижней оливы. Арх. анат., 1962, 2, 66—68.

Гун Цзин-чжун. Возрастная анатомия нижней ножки мозжечка. В сб.: Вопросы морфологии нервной системы, под ред. В. Н. Терновского. М., 1960, 10—18.

Гуревич М., Хачатурян А. и Хачатуров А. Методика составления цитоархитектонических карт и измерения полей. Сб. трудов Ин-та высшей нервной деятельности. М., 1929, в. 1.

Даниельбеков А. Материалы к вопросу о весе и объеме головного и спинного мозга детей обоего пола в возрасте ниже года, 1885.

Дмитриева Н. И. О дифференциальном росте головного мозга и постнатальном онтогенезе у собак. Докл. АН СССР, 1963, 148, 1.

Долго-Сабуров Б. Zur Lehre vom Aufbau des Vagus-system. Zschr. Anat. u. Entw., 1936, 105, 79—93.

Дроздова А. В. Артерии варолиева моста человека. В кн.: Анатомия внутриорганных сосудов, под ред. Привеса. Л., 1948, 186—189.

Ененко С. О. и др. Прибор для автоматического счета и определения размеров микроскопических объектов (анализатор микрообъектов). Биол. и мед. электроника, 1963а, 1, 50—62.

Ененко С. О. и др. Опыт работы с анализатором микрообъектов. Биол. и мед. электроника, 1963б, 1, 63—66.

Жданов Д. А. Макромикроскопические и стереоморфологические методы исследования конструкции органов. II кн.: Современные методы и техника морфологических исследований. М., 1955, 221—235.

Зворыкин В. П. Морфологические основы различий в остроте слуха собак и обезьяны. Успехи совр. биол., 1957, 44, 3(6), 349—361.

Зворыкин В. П. Морфологические основы локационных и ультразвуковых свойств летучей мыши. Арх. анат., 1959, 5, 19—21.

Зворыкин В. П. Биоморфологическое сопоставление систем подкорковых образований зрительного и слухового анализаторов собаки. Арх. анат., 1960, 4, 22—33.

- Зворыкин В. П. Морфологические основы неравнозначности слухового и зрительного анализаторов в поведении собаки и обезьяны. *Арх. анат.*, 1961, 7, 28—37.
- Зворыкин В. П. и Школьник-Яррос Е. Г. Цифровые данные о соотношении периферической части зрительного анализатора и мозговых концев анализаторов в ряду позвоночных. *Арх. анат.*, 1953, 5, 40—47.
- Зелигман С. Б. Изменение веса головного мозга при фиксации в форме линии разной концентрации. *Тр. Донецкого мед. ин-та*, 1940, VII, 9—12.
- Зимина Р. В. Варианты сосудов задней черепной ямки в ангиографическом изображении. *Л.*, 1941.
- Золотухин А. С. Рентгеноангиология. *Л.*, 1934.
- Зурабашвили А. Д. Синапсы и обратимые изменения нервных клеток. 2-е изд. Тбилиси, 1958.
- Иваницкий Г. Р. и Орловский Г. Н. Непосредственный ввод информации о микрообъектах в вычислительную машину. *Автоматика и телемеханика*, 1963, 10, 1416—1421.
- Измайлова И. В. Артерии твердой мозговой оболочки. *Арх. анат.*, 1953, 3, 41—47.
- Измайлова И. В. Ангиоархитектоника коры большого мозга человека. *Арх. анат.*, 1957, 6, 38—44.
- Каплан Л. Л. Развитие гигантских пирамидных клеток двигательной области коры головного мозга в ряду млекопитающих. *Арх. анат.*, 1952, 2, 18—29.
- Капустина Е. В. Изменение плотности капиллярной сети сетчатки в процессе развития периферической части зрительного анализатора. *Арх. анат.*, 1962, 2, 54—60.
- Карапетян К. А. Цитоархитектоника п. ambiguus у человека и собаки. *Тр. IV съезда науч. конф. молодых нейрохирургов. Л.*, 1961, 397—401.
- Клосовский Б. Н. Циркуляция крови в мозгу. *М.*, 1951.
- Клосовский Б. Н. Общие вопросы патофизиологии мозгового кровообращения. *Вестн. АМН СССР*, 1959, 7, 3—10.
- Клосовский Б. Н. и Космарская Б. Н. Деятельное и тормозное состояние мозга. *М.*, 1961.
- Клосовский Б. Н. и Кухтина Ж. М. Локализация ганглиозных клеток в сетчатке глаза, передающих импульсы к наружным коленчатым телам или к передним буграм четверохолмия. *Вопр. нейрохир.*, 1962, 1, 21—26.
- Клосовский Б. Н. и Шафранова В. П. Особенности капиллярного снабжения коры головного мозга человека. *Вопр. нейрохир.*, 1962, 4, 54—56.
- Кононова Е. П. Вариабильность строения коры большого мозга. Нижняя фронтальная извилина. *Тр. Ин-та мозга, М. — Л.*, 1935, 1, 49—116; 1938, 3/4.
- Кононова Е. П. Методы исследования цитоархитектонического строения коры большого мозга. В кн.: *Цитоархитектоника коры большого мозга человека*, под ред. С. А. Саркисова. Медгиз, 1949, 221—240.
- Кононова Е. П. Спинной мозг и периферические нервы. Мозжечок. В кн.: *Многотомное руководство по неврологии. М.*, 1955, I, 1, 264—315 и 383—406.
- Кононова Е. П. Лобная область большого мозга. *Л.*, 1962.
- Крискюнайте-Глинскене. Возрастные изменения плотности распределения ганглиозных клеток в зубчатом ядре мозжечка человека. *Тр. Каунасск. гос. мед. ин-та*, 1961, X, 121—127.
- Крупачев И. Ф. Кровооснабжение коры мозжечка человека. В кн.: *Кровооснабжение коры головного мозга в норме и патологии. М.*, 1952, 30—53.
- Крупачев И. Ф. Артерии мозжечка. В кн.: *Многотомное руководство по неврологии. М.*, 1957, I, 2, 360—370.
- Крупачев И. Ф. и Метальникова Н. Н. Структура виллизиева круга. В кн.: *Кровообращение центральной и периферической нервной системы. М.*, 1950, 88—96.

- Крупачев И. Ф. и Метальникова Н. Н. Виллизиев круг. В кн.: Много-
томное руководство по неврологии. М., 1957, 1, 326—329.
- Кукуев Л. А. Соотношение коркового ядра двигательного анализатора и
ближайшей подкорки в процессе развития у человека. Автореф. дисс.
М., 1955.
- Кукуев Л. А. Об особенностях развития подкорковых образований двига-
тельного анализатора у человека. В кн.: Развитие центральной нервной
системы, 1959, 102—109.
- Кукуев Л. А. О развитии двигательного анализатора и онтогенезе человека.
В кн.: Структура и функции анализаторов человека в онтогенезе. М., 1961,
257—264.
- Курепина М. М. Строение и филогенетическое развитие thalami optici при-
матов. Арх. биол. наук, 1938, 49, 116—133.
- Курепина М. М. Онтогенез thalami optici у человека. Тр. Ин-та мозга,
1940, V, 199—292.
- Кухтина Ж. М. Сравнительная морфология зрительного и слухового анали-
затора грызунов. Тр. 1-й конф. молодых научных сотрудников московских
морфологических лабораторий. М., 1959, 55—58.
- Кухтина Ж. М. Сравнительная морфологическая характеристика подкорко-
вых структур зрительного и слухового анализаторов морской свинки и
белки. Арх. анат., 1960, 8, 65—75.
- Кухтина Ж. М. К сравнительной морфологии улиткового аппарата уха не-
которых грызунов. Уч. зап. Моск. педагогического ин-та им. В. И. Ленина,
1962, 169, 271—278.
- Ларина В. Н. Сравнительная характеристика цитоархитектоники ядра подъ-
язычного нерва человека и собаки. Тр. конф. молодых нейрохирургов. М.,
1960, 263—268.
- Левантовский М. И. Сосудистая система спинного мозга человека.
В кн.: Кровоснабжение центральной и периферической нервной системы
человека. М., 1950, 224—257.
- Леонтович А. В. Некоторые материалы о весе головного мозга человека
разных возрастов. Тр. конф. по проблеме генеза старости и профилактики
преждевременного старения организма. Киев, 1939, 55—65.
- Леонтович Т. А. О тонком строении подкорковых узлов. Журн. невропа-
тол., 1954, 31, 7.
- Лехе В. Человек, его происхождение и эволюционное развитие. 1913.
- Мак-Ильвейн Г. Биохимия и центральная нервная система. Пер. с англ.
М., 1962.
- Максименков А. Н. Анатомические особенности строения венозной систе-
мы головного мозга. В кн.: Нарушения кровообращения при поражениях
головного мозга. М., 1956.
- Максименков А. Н. (ред.) Внутривольное строение периферических нер-
вов. М., 1963.
- Малоходжаев М. К. К вопросу о сходстве и различии между структурой
двигательного и верхнего чувствительного ядер тройничного нерва. Здра-
воохран. Таджикистана, 1963, 2.
- Метальникова Н. Н. Кровоснабжение перекреста зрительных нервов.
В кн.: Кровоснабжение центральной и периферической нервной системы
человека. М., 1950, 139—142.
- Метальникова Н. Н. Артериальные сосуды полосатого тела, зрительного
бугра и внутренней капсулы мозга человека. В кн.: Кровоснабжение цен-
тральной и периферической нервной системы человека. М., 1950, 97—138.
- Милитарев Ю. И. Кровоснабжение твердой мозговой оболочки. В кн.:
Многотомное руководство по неврологии. М., 1957, 1, 2, 315—317.
- Мильман М. С. Zur Neurogliabildungsfrage. Beitr. path. Anat., 1936, 96,
361—374.
- Михайлец В. Я. Весовой рост головного мозга в период внутриутробного
развития человеческого организма. Науч. зап. Ужгородского гос. ун-та,
т. 5. Сб. студенч. работ, в. 2. Ужгород, 1952, 47—50.

- Михайлов А. Г. и Михайлов С. С. Распределение мякотных нервных волокон в корешках поясничного и крестцового отделов спинного мозга. *Арх. анат.*, 1960, 1, 75—82.
- Михайлов А. Г. и Михайлов С. С. Количество и процентное содержание мякотных волокон разных диаметров в корешках поясничного и крестцового отделов спинного мозга. В кн.: *Внутриствольное строение периферических нервов*, под ред. А. Н. Максименкова. М., 1963, 246—258.
- Михайлов С. С. Особенности строения пещеристого синуса. В кн.: *Нарушения кровообращения при поражениях головного мозга*. М., 1956, 254—263.
- Мчедlishvili Г. И. Методика изучения капиллярного кровообращения в коре головного мозга. В кн.: *Проблемы современной физиологии нервной и мышечной систем*, Тбилиси, 1956, 549—554.
- Мчедlishvili Г. И. Исследования локализации и «замыкательных механизмов» на регионарных артериях мозга (внутренних сонных и позвоночных артериях). *Докл. АН СССР*, 1959, 124, 6, 1371—1374.
- Мчедlishvili Г. И. О роли внутренних сонных и позвоночных артерий в регуляции мозгового кровообращения. *Физиол. журн. СССР*, 1959, 10, 1221—1228.
- Неговский В. А. Оживление организма и искусственная гипотермия. М., 1960.
- Нестурх М. Ф. Человек и его предки. М., 1934.
- Ноздрачев А. Д., Сыренский В. И. и Шичко Г. А. Размеры мозга собаки до и после фиксации его через кровеносные сосуды 10% раствором формалина. *Бюлл. exper. биол.*, 1963, 56, 9, 120—122.
- Огнев Б. В. Zur Methodik der Injection und des Studiums der Blutgefäße des zentralen und peripherischen Nervensystem beim Menschen. *Acta Medica URSS*, 1941, 4, 1, 84—101.
- Огнев Б. В. О кровоснабжении периферических нервов. В кн.: *Кровоснабжение центральной и периферической нервной системы человека*. М., 1950, 258—276.
- Огнев Б. В. Кровоснабжение зубчатого ядра мозжечка. В кн.: *Кровоснабжение центральной и периферической нервной системы*. М., 1950, 213—218; *Многотомное руководство по неврологии*. М., 1957, 1, 2, 371—379.
- Огнев Б. В. и Метальникова Н. Н. Артериальное кровоснабжение коры большого мозга. В кн.: *Многотомное руководство по неврологии*, 1957, 1, 2, 329—348.
- Огнева С. М. Кровеносные сосуды продолговатого мозга и варолиева моста человека. В кн.: *Кровоснабжение центральной и периферической нервной системы человека*. М., 1950, 143—192.
- Павлов И. П. Собр. сочинений, т. III. М. — Л., 1951.
- Павловский Е. Н. и Курепина М. М. Строение мозга рыб в связи с условиями их обитания. В кн.: *Очерки по общим вопросам ихтиологии*. АН СССР, 1953, 134—182.
- Покотиленко А. К. Ганглиозные клетки и «анастомозы» задних корешков конского хвоста спинного мозга человека. *Тр. II Укр. конф. анатомов, гистологов, эмбриологов и топографо-анатомов*, 1958, 432—437.
- Поляков Г. И. Онтогенез изокортекса у человека. *Тр. Ин-та мозга*, 1938, III—IV, 157—212.
- Поляков Г. И. Структурная организация коры большого мозга человека по данным развития ее в онтогенезе. В кн.: *Цитоархитектоника коры большого мозга человека*. М., 1949.
- Поляков Г. И. О соотношениях основных типов нейронов в коре мозга человека. *Журн. высш. нервн. деят.*, 1956, 3, 469—478.
- Поляков Г. И. О некоторых особенностях усложнения нейронного строения коры мозга у человека, обезьян и других млекопитающих. *Сов. антропол.*, 1958, 4, 69—85.
- Поляков Г. И. О структурной организации коркового представительства различных анализаторов у человека. *Вестн. АМН СССР*, 1959, 9, 27—36.

- Поляков Г. И. Некоторые итоги исследований по развитию нейронного строения корковых концов анализаторов у человека. В кн.: Структура и функции анализаторов человека в онтогенезе. М., 1961, 5—35.
- Пономарев В. С. Вестибулярные ядра ствола мозга у человека. Вопр. нейрохир., 1958, 1, 42—45.
- Пономарев В. С. Цитоархитектоника вестибулярных ядер ствола мозга человека. Автореф. дисс. М., 1959.
- Попов Н. С. См. Poroff N., 1929.
- Преображенская Н. С. Постнатальное развитие затылочной области мозга человека. Тр. Ин-та мозга, 1948, VI, 44—77.
- Преображенская Н. С. и Филимонов И. Н. Затылочная область. В кн.: Цитоархитектоника. М., 1949.
- Преображенская Н. С. и Филимонов И. Н. Затылочная область. В кн.: Атлас цитоархитектоники коры большого мозга человека. М., 1955, 19—38.
- Привес М. Г. Метод микрорентгенографии в анатомии. В кн.: Анатомия внутриорганных сосудов. Л., 1948, 232—234.
- Робертис Е., Новинский В. и Саес. Ф. Общая цитология. М., 1962.
- Рогинский Я. Я. Квадратичный весовой указатель мозга. Антропол. журн., 1933, 1—2.
- Рогинский Я. Я. и Левин М. Г. Основы антропологии. М., 1955.
- Романовский В. И. Применение математической статистики в опытном деле. М., 1947.
- Ромейс Б. Микроскопическая техника, пер. с нем. М., 1954.
- Садыков Ж. С. К сравнительной микроморфологии спинного мозга парнокопытных. Тр. Ин-та физиологии АН Каз. СССР, 1963, 4, 56—88.
- [Саркисов С. А.] Sarkissow S. A. Ueber die postnatale Entwicklung einzelner cytoarchitektonischer Felder beim Hunde. J. f. Psychol. u. Neurol., 1929, 39, 486—509.
- Саркисов С. А. К вопросу о так называемых расовых признаках. Невропатол. и психиатр., 1939, VIII, 7.
- Саркисов С. А. Некоторые особенности строения нейрональных связей коры большого мозга. М., 1948.
- Саркисов С. А. и Поляков Г. И. Вариабильность прецентральной области коры большого мозга человека (поля 4, 6, 8). Невропатол., психиат., психогиг., 1935 IV, 9—10.
- Саркисов С. А. и Филимонов И. Н. К вопросу о так называемых расовых признаках в строении коры большого мозга человека. Сов. невропатол., психиат., психогиг., 1935, IV, 7.
- Сауляк-Савицька М. М. Методи дослідження співвідношень між мозком і черепом та порівняльна їх оцінка. Доповід АН УРСР, 1956, 2, 192—194.
- Сауляк-Савицкая М. М. Методы определения соотношений между поверхностью коры больших полушарий головного мозга человека и их объемом. В кн.: Структура и функции анализаторов человека в онтогенезе. М., 1961, 117—122.
- Светухина В. М. Цитоархитектоника новой коры мозга в отряде грызунов (белая крыса). Архив анат., 1962, 2, 31—45.
- Семенова Л. К. О топографо-анатомическом распределении сосудов центральных областей головного мозга человека в возрастном аспекте. Изв. АПН РСФСР, 1954, 60, 25—48.
- Сеченов И. М. Рефлексы головного мозга. АН СССР, 1952.
- Скопина Э. Л. Внутрипучковое строение и кровоснабжение стволов улиткового и преддверного нервов. Вестн. оторинолар., 1958, 1, 46—49.
- Смирнов Л. И. Глия и мезодерма. В кн.: Основы морфологии нервной системы в нормальном и патологическом состояниях. 1935, 1, 49—201.
- Смирнов Л. И. Руководство по неврологии. М. — Л., 1941, II, 2.
- Снесарев П. Е. Невроглия. В кн.: Многотомное руководство по неврологии. М., 1955, II, 1.

- Станкевич И. А. Развитие инсुлярной области мозга человека в постнатальном периоде. Тр. Ин-та мозга, 1948, VI, 130—151.
- Станкевич И. А. Нижняя теменная область. Островковая область. В кн.: Атлас цитоархитектоники коры большого мозга человека. М., 1955, 38—55; 212—227.
- Станкевич И. А. и Шевченко Ю. Г. Вариабильность строения коры большого мозга. Нижнепарietальная область у взрослого человека. Тр. Ин-та мозга. М. — Л., 1935, 1, 119—172.
- Стенник В. В. Артериальное кровоснабжение зубчатого ядра мозжечка кролика при прямом и окольном кровообращении. Арх. анат., 1960, 7, 80—83.
- Степанавичюс Л. И. Ход волокон средней ножки мозжечка человека в онтогенезе. В кн.: Структура и функция анализаторов человека в онтогенезе, под ред. С. А. Саркисова. М., 1961, 231—235.
- Стунжас М. У. Хирургическая анатомия позвоночной артерии перед впадением в череп и ее связь с венозным синусом. В кн.: Нарушения кровообращения при поражениях головного мозга. М., 1956.
- Тихомиров М. А. Распределение и взаимоотношение артерий большого мозга человека. Изв. Об-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии, 1880, 35, 2, 1—31.
- Тихомиров М. А. Варианты артерий и вен человеческого тела. Киев, 1900.
- Толгская М. С. Строение и развитие сосудов основания мозга. Арх. пат. анат. и пат. физиол., 1940, 6, 6, 61—67.
- Филимонов И. Н. Über die Variabilität der Grosshirnrindenstruktur. J. f. Psychol. u. Neurol., 1933, 45, 69—137.
- Филимонов И. Н. Сравнительная анатомия коры большого мозга млекопитающих. Палеокортекс, архикортекс и межуточная кора. М., 1949а.
- Филимонов И. Н. Общие понятия. Классификация архитектурных формаций. В кн.: Цитоархитектоника. М., 1949б.
- Филимонов И. Н. Строение ограда большого мозга человека и ее изменения в процессе онто- и филогенеза.
- Филимонов И. Н. Сравнительная анатомия большого мозга рептилий. М., 1963.
- Холден Д. Факторы эволюции, 1935.
- Чайковская И. И. Ангиоархитектоника новой коры головного мозга у человека. Тез. докл. II Укр. конф. морфологов, 1956.
- Чайковская И. И. и Москаленко П. И. Кровоснабжение ядер глазодвигательного, блокового и блуждающего нервов головного мозга человека. Тез. докладов VI Всесоюз. съезда анатомов, гистологов и эмбриологов, 1958, 190—191.
- Чернышев С. П. О весе головного мозга человека. СПб., 1911.
- Члокашвили Е. С. Некоторые данные о дендритах пирамидных нейронов коры больших полушарий. Тр. Ин-та физиол. АН Груз. ССР, 1958, 11, 207—229.
- Члокашвили Е. С. Исследование взаимоотношений капилляров с разными частями пирамидных нейронов коры головного мозга. Тр. Ин-та физиол. АН Груз. ССР, 1961, 12, 147—151.
- Шолпо А. Е. Результаты измерения и истинные размеры разных шаровидных гистологических структур. Арх. пат., 1957, 4, 75—79.
- Шевченко Ю. Г. Нижнепарietальная область у антропоморфных обезьян. Тр. Ин-та мозга. М., 1936, II, 55.
- Шевченко Ю. Г. Вариабильность строения коры большого мозга. Нижняя парietальная область у человека и антропоморфных обезьян. В сб.: Проблемы моторики в неврологии и психиатрии. Харьков, 1937, 76—84.
- Шмальгаузен И. И. 1935. Цит. по Е. Вермелю, 1940.
- Школьник-Яррос Е. Г. Нейроны зрительной коры человека. Арх. анат., 1960, 2, 24—38.
- Штефко В. Г. Возрастная остеология. М. — Л., 1947.
- Щитков К. Г. Изменения в моторных клетках спинного мозга при односторонней ампутации конечностей. Арх. пат., 1959, 1, 29—33.

- Юргутис А. А. К вопросу о половых различиях мозжечка. Тр. Каунасского гос. мед. ин-та, 1955, II, 1—11.
- Юргутис А. А. Вариации веса и размеров головного мозга у человека. Автореф. дисс. М., 1957.
- Юргутис А. А. К вопросу о старческих изменениях головного мозга у человека. Тр. Каунасского гос. мед. ин-та, 1960, IX, 233—239.
- Abercrombie A. Estimation of nuclear population from microtome sections. *Anat. Rec.*, 1946, 94 (2), 239—247.
- Adrian E. D., Matthews R. The action of light on the eye. Part I. Discharge of impulses in the optic nerve and its relation to the electric changes in the retina. *J. Physiol.*, 1927, 63, 368—414.
- Agduhr E. Studien über die postembryonale Entwicklung der Neurone und die Verteilung der Neuriten in den Wurzeln der Spinalnerven. *J. Psychol. u. Neurol.*, 1920, 25, 2, 463—626.
- Agduhr E. Vergleich der Neuritenanzahl in den Wurzeln der Spinalnerven bei Kröte, Maus, Hund und Mensch. *Zschr. Anat.*, 1934, 102, 194—210.
- Agduhr E. A contribution to the technique of the number of nerve cells. *Anat. Rec.*, 1941, 80 (2).
- Alexander L., Putnam T. Pathologic alterations of cerebral vascular patterns. *Res. Publ. A Nerv. Ment. Dis.*, 1938, 18, 471—544.
- Allison A. C. The morphology of the olfactory system in the vertebrates. *Biol. Reviews*, 1953, 28.
- Allison A. C., Turner R. T. Quantitative observations on the olfactory system of the rabbit. *Brain*, 1949, 72, 2, 241—245.
- Alphen G. W., van. Kernmetingen in die neocortex van de Mens. Leiden, ed. Ijdo, 1945.
- Alverdes K. Grundlagen der Anatomie. Leipzig, 1956.
- Anderson E., Beams H. W. Evidence from electron micrographs for the passage of material through pores of the nuclear membrane. *J. Bioph. Biochem. Cytol.*, 1956, 2, 439—444.
- Anton G. Grosshirnmessung mittels des Kompensationspolarplanimetr. *Wien. klin. Wschr.*, 1903, 16, 1263—1267.
- Anthony R., Coupin F. L'indice de valeur cérébrale. *Revue Anthropol.*, 1925, 35, 145—151.
- Anthony R. J. Anatomie comparée du cerveau. Paris, 1928.
- Anthony R. J. Essai de recherche d'une expression anatomique approximative du degré d'organisation cérébrale autre que le poids de l'encéphale comparée au poids du corps. *Bull. Mem. Anthropol.* 8 série, 1938, 9, 1—3, 17—65.
- Anthony J. Existe-t-il un moyen anatomique satisfaisant d'exprimer le degré d'organisation cérébrale de mammifères. *Mammalia*, 1951, 15, 3, 53—80; 4, 124—137.
- Arey L. B., Gore M. The numerical relation between the ganglion cells of the retina and the fibers in the optic nerve of the dog. *J. Comp. Neurol.*, 1942, 77, 3, 609—617.
- Armstrong J., Young J. L. End feet in the cerebral cortex. *J. Physiol. (Lond.)*, 1957, 137 (1), 1—10.
- Arnell N. Zur Kenntnis der Anzahl der Nervenfasern in den Wurzeln der Spinalnerven des Menschen. *Uppsala Läk. för. Förh.*, 1933, 39, 97—117.
- Arvay A. a. oth. Changes of hypothalamic neurosecretion under the influence of overloading nervous impulses. *Acta anat.*, 1960, 40, 2—3, 256—272.
- Astrom K. E. On the central course of afferent fibres in the trigeminal, facial, glossopharyngeal and vagal nerves and their nuclei in the mouse. *Acta Physiol. Scand.*, 1953, 29 Suppl. 106, 209—320.
- Bailey A. A. Changes with age in the spinal cord. *Arch. Neurol. Psychiat.*, 1953, 70, 3, 299—309.
- Bairati A. Gliociti e fibre gliali esaminati al microscopio elettronico. *Arch. Sci. biol.*, 1950, 34, (4), 294—301.
- Baistrocchi, 1884. Цит. по: Vierordt, 1906.

- Baker A. B., Jannone A. Cerebrovascular disease. I. The large arteries of the circle of Willis. *Neurology*, 1959, 5, 321—332.
- Baker A. B., Matzke H. A., Brown J. Poliomyelitis. III. Bulbar poliomyelitis. A study of medullary function. *Arch. Neurol. Psych.*, 1950, 63, 257—281.
- Baker J. What is the Golgi controversy. *J. Roy. Microscop. Sci.*, 1954, 74, 3/4, 217—221.
- Balado M., Franke E. *Das Corpus geniculatum externum*, 1934.
- Balthasar K. Morphologie der spinalen Tibialis- und Peroneus-kerne bei der Katze. Topographie, Architektonik, Axon- und Dendritenverlauf der Motoneurone und Zwischenneurone in den Segmenten L₆ — S₂. *Arch. f. Psychiat. u. Zschr. Neur.*, 1952, 188, 4, 345—378.
- Barasa A. Forma, grandezza e densità dei neuroni della corteccia cerebrale in mamiferi di grandezza corporea differente. *Zschr. Zellforsch.*, 1960, 53, 1, 69—89.
- Barone R. La substance blanche et ses courants de fibres dans la moelle épinière des mammifères. *Rev. med. Vétérin.*, 1960, 111, 288—303.
- Barr M. L. Some observations on the morphology of the synapse in the cat's spinal cord. *J. Anat. (Lond.)*, 1939, 74, 1—II.
- Barr M. L., Bertram L. F., Lindsay H. A. Morphology of nerve cell nucleus according to sex. *Anat. Rec.*, 1950, 107, 283—297.
- Barr M. L., Hamilton J. D. A quantitative study of certain morphological changes in spinal motor neurons during axon reaction. *J. Comp. Neurol.*, 1948, 89, 2, 93—122.
- Barry I. et al. Étude morphologique du noyau hypothalamique latero-dorsal interstitiel du cobaye de la naissance à la puberté. *C. R. Soc. Biol.*, 1961, 155, 4, 735—737.
- Bauchot K., Stephan H. Étude quantitative de quelques structures commissurales du cerveau des insectivores. *Mammalia*, 1961, 25, 3, 314—341.
- Baud Ch. A. La texture protofibrillaire du neurite. *Acta Anat.*, 1950, 10, 4, 461—463.
- Baud Ch. A., Pernoux E. Sur une différence de texture des axones dans les fibres nerveuses myélinique et amyélinique révélée par le microscope électronique. *C. R. Acad. Sci.*, 1951, 232 (17), 1597—1599.
- Beams a. oth. A correlated study on spinal ganglion cells. *J. Comp. Neurol.*, 1952, 96, 249—281.
- Bear R. S., Schmitt F. O., Young J. Protein des Neuroaxoplasma. *Proc. Roy. Soc. Ser. B.*, 1937, 123, 496.
- Bergh, van den. L'angioarchitecture de la capsule interne. *Bull. Assoc. Anat.*, 1959, 104, 749—753.
- Berkowitz E. P. Anatomical correlates of conduction in the spinal cord. *Anat. Rec.*, 1955, 121, 2, 264.
- Bernhard C. G., Böhm E., Petersen I. Investigation on the organization of the corticospinal system in monkeys. *Acta physiol. Scand.*, 1953, 29, 79—105.
- Bernhard C. G., Böhm E. Cortical representation and functional significance of the corticomotoneuronal system. *Arch. Neurol. a. Psychiat.*, 1954, 72, 4, 473—502.
- Berry R., Norman R. Cerebral structure and mental function as illustrated by a study of 4 defectives' brains. *J. Neur. a. Psychopath.*, 1933, 14, 289—322.
- Bertha H. Die Morphologie und Pathophysiologie des zerebralen Kreislaufsystems. *Wien. klin. Wschr.*, 1956, 98, 12, 222—230.
- Bertrand G. Spinal efferent pathways from the supplementary motor area. *Brain*, 1956, 79, 461—473.
- Bethe A. Zur Statistik der Links- und Rechtshandigkeit und der Vorherrschaft einer Hemisphäre. *Dtsch. med. Wschr.*, 1925, 51.
- Bianchi L. Qualche considerazione sui metodi per il conteggio delle cellule nervose. *Arch. ital. di Anat. e. embriol.*, 1943, 49; *Anat. Anz.*, 1942, 92, 233—240.

- Billenstien D. The vascularity of the motor cortex of the dog. *Anat. Rec.*, 1953, 117, 2, 129.
- Birge E. A. Die Zahl der Nervenfasern und der motorischen Ganglienzellen im Rückenmark des Frosches. 1882. Цит. по: Silver, 1942.
- Bischoff. Hirngewicht des Menschen, Anatomische, physiologische und physikalische Tabellen Bonn, 1880.
- Bishop G. H., Clare M. H. Organization and distribution of fibres in the optic tract of the cat. *J. Comp. Neurol.*, 1955, 103, 2, 269—305.
- Bishop G. H., Heinbecker P. Differentiation of axon types in visceral nerves by means of the potential record. *Am. J. Physiol.*, 1930, 94, 170—200.
- Bjorkman A., Wohlfort G. Faseranalyse der III, IV, VI des Menschen und des Nervus Abducens verschiedener Tiere. *Zschr. f. Mikr. Anat. Forsch.*, 1936, 39, 631.
- Blekstad T. W., Dahl H. A. Quantitative evaluation of structures in contact with neuronal somata. An electron microscopic study on fascia dentata of the rat. *Acta morph. Neerl-Scand.*, 1962, 4, 329—343. Peф.: *Zbl. Neurol.*, 1962, 168, 3, 214.
- Bodian D. Introductory survey of neurons. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, 1952.
- Bok S. T. Das Rückenmark. Handbuch d. mikrosk. Anatomie, hrsg. v. Möllendorff, 1928, IV, 1, 478—573.
- Bok S. T. Der Einfluß der in den Furchen und Windungen auftretenden Krümmungen der Grosshirnrinde auf Rindenarchitektur. *Zschr. Neurol. u. Psychiatrie*, 1929, Bd. 121.
- Bok S. T. Messungen an den Ganglienzellen der Grosshirnrinde. *Zschr. mikroskop. anat. Forsch.*, 1934, 36, 645—650.
- Bok S. T. A quadratic relation between the volumes of the nucleus and body of ganglion cells of different sizes. *Psychiat. Neurol. Blades*, 1934, 318—325.
- Bok S. T. The branching of the dendrites in the cerebral cortex. *Proc. Kon. Ned. Acad. Wetensch.*, 1936, 39, 1209—1218.
- Bok S. T. A quantitative analysis of the structure of the cerebral cortex. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.*, Sect. II, 1936, 35, 1—55.
- Bok S. T. A method of measuring the surface of body from a series of parallel sections. *Acta Neerl. Morphol.*, 1939, 2, 280—292.
- Bok S. T. The synapses in the cerebral cortex. *Progress in Neurobiology*. Ed. A. Kappers, 1956, 14—25.
- Bok S. T. Histonomy of the cerebral cortex. Amsterdam, 1959.
- Bölönyi F. On the blood supply of the brainstem ganglions with special regard to the pathogenesis of cerebral apoplexies. *Acta morphol. Acad. Sci. Hung.*, Budapest, 1951, 1, 2, 263—264.
- Bonin v. G. On the size of man's brain as indicated by skull capacity. *J. Compar. Neurol.*, 1934, 59, 1, 1—28.
- Bonin v. G. Brain weight and body weight in mammals. *J. Gen. Psychol.*, 1937, 16, 379—389.
- Bonin v. G. Studies of the size of the cells in the cerebral cortex. III. The striate area of man, orang and cebus. *J. Comp. Neurol.*, 1939, 70, 3, 395—412.
- Bonin v. G. On encephalometry. A preliminary study of the brain of man, chimpanzee and macaque. *J. Compar. Neurol.*, 1941, 75, 2, 287—314.
- Bonin v. G., Shariff G. A. Extrapyramidal nuclei among mammals. A quantitative study. *J. Comp. Neurol.*, 1951, 94, 3, 427—439.
- Bors E. Über das Zahlenverhältnis zwischen Nerven und Muskelfasern. *Anat. Anz.*, 1926, 60, 16/17, 415—416.
- Botar J. u. and. Die Nervenzellen und Ganglien des Nervus Vagus. *Acta Anat.*, 1950, 10, 284—314.
- Boughton T. H. The increase in the number and size of the medullated fibres in the oculomotor nerve of the white rat and of the cat at different ages. *J. Comp. Neurol.*, 1906, 16,

- Braitenberg V., Atwood R. P. Morphological observation on the cerebellar cortex. *J. Comp. Neurol.*, 1958, 109, 1, 2—27.
- Brattgard S. O., Edström I. E., Hydén H. The productive capacity of the neuron in retrograde reaction. *Exp. Cell Res. Suppl.* 1958, 5, 185—200.
- Brattgard S. O., Hydén H. Mass, lipids, pentose nucleoproteins and proteins determined in nerve cells by x-ray microradiography. *Acta Radiol. Suppl.*, 1952, 94, 1—48.
- Brattgard S. O. and oth. Incorporation of orotic acid 14c and Lysine 14c in regenerative nerve cells. *Nature*, 1958, 182, 801—802.
- Bregmann L. E. Neue Untersuchungen zur Kenntniss der Pyramidenbahn. I. Der Anteil der Pyramide am Rückenmarksquärschnitt bei verschiedenen Tieren und seine Entwicklung beim Menschen. *Anat. Anz.*, 1915, 48, 75—80.
- Brizzee K. R., Jacobs L. A. Postnatal changes in volumetric density relationships of neurons in cerebral cortex of cat. *Acta Anat.*, 1959, 38, 4, 291—303.
- Brizzee K. R., Jacobs L. A. Early postnatal changes in neuron packing density and volumetric relationships in the cerebral cortex of the white rat. *Growth*, 1959, 23, 4, 337—347.
- Brizzee K. R., Jacobs L. A. The glia neuron index in the submolecular layer of the cortex in the cat. *Anat. Rec.*, 1959, 134, 97—106.
- Brodal A., Wallberg F. Ascending fibers in pyramidal tract of cat. *Arch. Neurol. a. Psychiat.*, 1952, 68, 755—775.
- Brodman K. Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt. Leipzig, 1909.
- Brody H. Organization of the cerebral cortex. *J. Comp. Neurol.*, 1955, 102 (2), 517—557.
- Brookhart J. M., Morrin R. E. Antidromic potential recordings from the bulbar pyramid of the cat. *J. Neurophysiol.*, 1948, 11, 387—398.
- Brownson R. H. Perineuronal satellite cells in the motor cortex of aging brains. *J. Neuropath. a. exp. Neurol.*, 1955, 14, 4, 424—432.
- Brownson R. H. Perineuronal satellite cells in the motor cortex of aging brains. *J. Neuropathol. a. exp. Neurol.*, 1956, 15, 2, 190—195.
- Brownson R. H. B. K. Windle. Biology of neuroglia. Discussion. 1958, 225.
- Bruesch S. R. The distribution of myelinated afferent fibers on the branches of the cat's facial nerve. *J. Comp. Neurol.*, 1944, 81, 169—191.
- Bruesch S. R., Arey L. B. The number of myelinated and unmyelinated fibres in the optic nerve of vertebrates. *J. Comp. Neurol.*, 1942, 77, 631—665.
- Brummelkamp R. Das Wachstum der Gehirnmasse mit kleinen Cephalisationssprungen bei den Rodentien. *Acta Neerl. Morph. u. Path.*, 1939, 2, 188—194.
- Brummelkamp R., Veen A. V. The distribution of the nervous nuclear volume in the neocortex. *Verhand. Kon. Neder. Acad. v. Weten. Tweede sectiedeel*, 1940, XXXIX, 1—28.
- Bull J. W. D. The volume of the cerebral ventricles. *Neurology*, 1961, 11, 1, 1—9.
- Buskirk, van C. The seventh nerve complex. *J. Comp. Neurol.*, 1945, 82, 303—335.
- Bussaca V. Studi sulla curva di accrescimento della cellula gangliare dell'uomo. *Giorn. delle R. Accad. di med. di Torino*, 1920, 83.
- Bywater I. E. C., Glees P., Hauffe J. The variability of neuron structure caused by the type of fixation or by autolytic changes. Silver method. *J. Hirnforsch.*, 1962, 5, 2, 147—161.
- Cajal R. A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moelle épinière du poulet. *Anat. Anz.*, 1890, 5, 609—613, 631—639.
- Cajal R. Histologie du system nerveu de l'homme et des vertébrés. Paris. 1910—1911.
- Cammermeyer J. Volumetric characteristic of spinal cord regions in man, cat, rabbit and opossum. *Anat. Rec.*, 1955, 121, 2, 272.

Cammermeyer J. The spinal cord du
anat., 1960, 40, 2—3.
Cammermeyer J. F
drocytes. *Am. J. Ana*
Cammermeyer J. F
white matter of sev
Campbell A. C. P.
vital injection. *Res.*
Campbell A. C. P.
regions of the brain
242.
Campbell A. W. His
Cambridge, 1905.
Carlsöö S. Motorur
morph. *Neerl. Scand*
Carpenter M., No
Arch. Neurol. a. Psy
Caspersson T. Cell
Castillio J. de. Ka
J. Physiol. (London
Causley D., Young
spot microscope. *Na*
Causey G., Hoffm
Cancer, 1955, 4, 666
Cavanaugh M. W.
on nerves and spir
Cervos-Navarro
du système nerveu
Chacko L. W. The
mates. *J. Neurol.*
Chalkley H. W. M
J. Nation. *Cancer*
Chalkley H. W. A
independent of sha
Chance M. R., Lu
mensions of the
1081—1082.
Chang Hsiang-
monkey. *J. Comp.*
Chang Hsiang-
stitution of optic
Charlton H. H. T
J. Compar. *Neuro*
Chinn P. Polarizat
Comp. *Physiol.*, 1
Chow Kao Lian
cortical visual sy
239.
Chow Kao Lian
system of the rhe
Claude A. Fine s
307—315.
Cobb St. The cereb
in the hippocampu
Cobb St. The cereb
logy of the nervo
Cobb St. Observati
pect. *Biol. a. Med*

- Cammermeyer J. Differences in shape and size of neuroglial nuclei in the spinal cord due to individual regional and technical variations. *Acta anat.*, 1960, 40, 2—3, 149—177.
- Cammermeyer J. Reappraisal of the perivascular distribution of oligodendrocytes. *Am. J. Anat.*, 1960, 106, 197—231.
- Cammermeyer J. The distribution of oligodendrocytes in cerebral gray and white matter of several mammals. *Amer. J. Anat.*, 1960, 107, 2, 107—127.
- Campbell A. C. P. The vascular architecture of the cats brain. A study by vital injection. *Res. Publ. Ass., Nerv. Ment. Dis.*, 1938, 18, 69—93.
- Campbell A. C. P. Variation in vascularity and oxidase content in different regions of the brain of the rat. *Arch. Neurol. a. Psychiat.*, 1939, 41, 2, 223—242.
- Campbell A. W. Histological studies on the localization of cerebral function. Cambridge, 1905.
- Carlsöö S. Motorunits and action potentials in masticatory muscles. *Acta morph. Neerl. Scand.*, 1958, 2, 1, 14—19.
- Carpenter M., Noback Ch., Moss M. The anterior choroidal artery. *Arch. Neurol. a. Psychiat.*, 1954, 71, 6, 714—722.
- Caspersson T. Cell growth and cell function. New York, 1950.
- Castillio J. de. Katz B. Local activity of depolarized nerve muscle-junction. *J. Physiol. (London)*, 1955, 128, 396—411.
- Causley D., Young J. Z. Counting and sizing of particles with the flying-spot microscope. *Nature*, 1955, 4479, 453—454.
- Causey G., Hoffman H. Cytoplasmic synthesis in nerve cells. *Brit. J. Cancer*, 1955, 4, 666—673.
- Cavanaugh M. W. Quantitative effects of the peripheral innervation area on nerves and spinal ganglion cells. *J. Comp. Neurol.*, 1951, 94, 2, 181—221.
- Cervos-Navarro I. Contributions du microscope électronique à l'anatomie du système nerveux. *Acta Neurol. et Psychiat. Belg.*, 1960, 60 (4), 355—367.
- Chacko L. W. The laminar pattern of the lateral geniculate body in the primates. *J. Neurol., Neurosurg. a. Psychiat.*, 1948, 11, 211—224.
- Chalkley H. W. Method for the quantitative morphologic analysis of tissues. *J. Nation. Cancer Inst.*, 1943, IV, 1, 47—54.
- Chalkley H. W. A method for the measurement of average nuclear volumes independent of shape. *Anat. Rec.*, 1949, 103 (3), 17.
- Chance M. R., Lucas A. J., Waterhouse J. A. H. Changes in the dimensions of the nuclei of neurones with activity. *Nature*, 1956, 177, 4519. 1081—1082.
- Chang Hsiang-Tung. Caudal extension of Clarkes nucleus in the spider monkey. *J. Comp. Neurol.*, 1951, 95, 1, 43—53.
- Chang Hsiang-Tung, Cheng Tse-huei. An analysis of fiber constitution of optic tract of cat. *Scientia sinica*, 1961, 10, 5, 538—556.
- Charlton H. H. The optic tectum and its related fiber tracts in blind fishes. *J. Compar. Neurol.*, 1933, 57, 2, 285—325.
- Chinn P. Polarization optical studies of structure of nerve cells. *J. Cell a. Comp. Physiol.*, 1938, 12, 1—21.
- Chow Kao Liang, Blum J. S., Blum K. A. Cell ratios in the thalamo-cortical visual system of macaca mulatta. *J. Comp. Neurol.*, 1950, 92, 2, 227—239.
- Chow Kao Liang. Numerical estimates of the auditory central nervous system of the rhesus monkey. *J. Compar. Neurol.*, 1951, 95, 1, 159—175.
- Claude A. Fine structure of cytoplasm. *Publ. Union. intern. Sci.*, 1955, 21, 307—315.
- Cobb St. The cerebral circulation. VIII. A quantitative study of the capillaries in the hippocampus. *Arch. Surg.*, 1929, 18, 1200.
- Cobb St. The cerebrospinal blood vessels. В кн.: Cytology and cellular pathology of the nervous system, v. II. Ed. by W. Penfield. 1932, 578—610.
- Cobb St. Observations on the comparative anatomy of the avian brain. *Perspect. Biol. a. Med.*, 1960, 3, 3, 383—408.

- Cobb St., Talbott J. H. Studies on the cerebral circulation. III. A quantitative study of cerebral capillaries. Tr. Ass. Amer. Physicians, 1927, 42, 255.
- Cole W. V. Motor endings in the striate muscle of vertebrates. J. Comp. Neurol., 1955, 102, 3, 671—717.
- Conclin E. G. The direction of human evolution. New York, 1925.
- Cooper S., Daniel P. M. Muscle spindles in man. Brain, 1963, 86, 111, 563—586.
- Corbin K. B., Gardner E. D. Decrease in number of myelinated fibers in human spinal roots with age. Anat. Rec., 1937, 68, 63—74.
- Count E. W. Brain and body weight in man. Ann. N. Y. Acad. Sci., 1947, 46, 993—1122.
- Craigie E. H. The vascularity of various parts of the C. N. S. of the dog-fish *Squalus Sucklii* Girard. J. Comp. Neurol., 1928, 46, 97—123.
- Craigie E. H. The vascular supply of the archicortex of the rat. I. The albino rat (*mus norvegicus albinus*). J. Compar. Neurol., 1930, 51, 1, 1—12.
- Craigie E. H. The vascular supply of the archicortex of the rat. IV. Inbred albino rats. J. Comp. Neurol., 1932, 55, 443—451.
- Craigie E. H. Vascularity of parts of the cerebellum, brain stem and spinal cord of the inbred albino rats. J. Comp. Neurol., 1933, 58, 507—516.
- Craigie E. H. The comparative anatomy and embryology of the central nervous system. Res. Publ. Ass. Nerv. Ment. Dis., 1938, 18, 3—28.
- Craigie E. H. Vascularity in the brain of the frog. J. Comp. Neurol., 1938, 69, 453—470.
- Craigie E. H. Vascularity, in the brains of tailed amphibians. *Necturus maculosus*. Proc. Amer. Phil. Soc., 1940, 82, 395—410.
- Craigie E. H. Vascularity in the brains of reptiles. II. The cerebral capillary bed in *Sphenodon punctatum*. J. Morph., 1941, 69, 263—277.
- Craigie E. H. Vascular patterns of the developing nervous system. В кн.: H. Waelsch. Biochemistry of the developing nervous system. N. Y., 1955, 28—51.
- Crevel H. van Verhaart W. J. C. The «exact» origin of the pyramidal tract. J. Anat., 1963, 97, 4, 495—515.
- Craw C. H. The distribution of the nerve cells in the ventral columns of the spinal cord. J. Comp. Neurol., 1928, 45, 283—299.
- Crile G. W., Quiring D. P. A record of the body weight and certain organs and gland weights of 3690 animals. Ohio J. Sci., 1940, 40 (5), 219—259.
- Cunningham H., Griffitt P., Luck T. (1950). Цит. по: H. Hyden, 1960, 218.
- Dahl V., Olsen S., Birch A. A. The fine structure of the granular layer in the human cerebellar cortex. Acta neurol. Scand., 1962, 38, 2, 81—97.
- Daitz H. Note on the fiber content of the fornix system in man. Brain, 1953, 76, 509—512.
- Dalton A. J., Felix K. A study of Golgi substance and ergastoplasm of number of cell types. В кн.: Five structure of cells. Groningen, 1955, 274.
- Daron G. H. Morphology of the cerebellar dentate nucleus in a chimpanzee. Anat. Rec., 1960, 138, 2, 81—92.
- Davenport H. A., Bothe R. T. Cells and fibers in spinal nerves. II. A study of C₂, C₆, T₄, T₉, L₃, S₂ and S₅ in man. J. Comp. Neurol., 1934, 59, 167—174.
- Davenport A. H., Ranson S. W. Ratios of cells to fibers and of myelinated to unmyelinated fibers in spinal nerve roots. Am. J. Anat., 1931, 49, 193—207.
- David G. B. The effect of eliminating shrinkage artefacts on degenerative changes seen in CNS material. Excerpta medica. 1955, 8, 777—779.
- David C. B. On the structure of the synapse in Metabolism of nervous tissue. Ed. D. Richter, London, 1957, 56—65.

- David C. B., Brown A. W., Millon K. B. On the identity of the neurofibrills, Nissl compound, Golgi-apparatus and throphospongium in the neurones of vertebrates. *Quart. J. Microsc. Sci.*, 1962, 102, 481—495.
- Davison C., Kraus N. M. The measurement of visible and total cerebral surfaces of some vertebrates and man. *Arch. Neurol. Psychiatr.*, 1929, 22, 105—122.
- Dawson I., Hossack I., Wyburn G. Observation on the Nissl substance. *Proc. Roy. Soc.*, 1955, 144/914, 132—142.
- Dawson I. M., Wyburn G. M. Nissl substance, cytoplasmic filaments and nuclear membrane of spinal ganglion cell. 2nd Intern. Congr. Neuropathol. London, 1955 (Excerpta medica, Sect., 1955, VIII).
- Debueh H., Stammer A. Über die lipoide Ganglienzellkerne aus der Rinde des Grosshirns und des Kleinhirns. *Hoppe-Seyler's Zschr. f. physiol. Chem.*, 1956, 305, 111—115.
- Dejerine J. Anatomie des centres nerveux. Paris, 1901, 2, 397—404.
- Delmas A., Chifflet J. Le sinus longitudinal supérieur, et les voies de drainage de la convexité cérébrale. *Sem. hôp.*, 1950, 25, 4887—4892.
- Dempsey E. W. Variation in the structure of mitochondria. *Intern. Bull. Biochem., Cytol. Suppl.*, 1956, 2, 305—312.
- Dewulf A. La microglie normale chez le singe (macacus rhesus). *J. Belge de Neurologie et de Psychiatr.*, 1937, 37, 340—366.
- Domino E. F. Фармакологический анализ некоторых ретикулярных систем и систем спинного мозга. В кн.: Ретикулярная формация мозга. Пер. с англ. М., 1962, 257—280.
- Donaldson H. H. The growth of the brain. N. Y., 1897.
- Donaldson H. H. The rat. Philadelphia, 1924.
- Donaldson H. H., Davis D. J. Description of charts showing areas of the cross section of the human spinal cord at the level of each nerve. *J. Comp. Neurol.*, 1903, 13, 19—40.
- Dornfield D. S. A method for accurate determination of volume and cell numbers in small organs. *Anat. Rec.*, 1942, 82, (2).
- Drummond S. P. A comparison of the injection and red cell staining methods used in quantitative studies of the central nervous system. *Anat. Rec.*, 1944, 89, 94—106.
- Drummond S. P. The vascularity of the brain of the hibernating frog in its relation to function. *J. Comp. Neurol.*, 1945, 82, 1, 1—19.
- Dubois E. Die phylogenetische Grosshirnzunahme. *Biol. Generalis*, 1930, 6.
- Dubois E. Phylogenetic cerebral growth. *Congres Inter. des Sci. Anthropol. et Ethnol.* London, 1934, 71—75.
- Du Buy H. G. Mitochondria in brain as the sites of its metabolic activity. *Neurology*, 1958, 8 (1), Suppl., 69—71.
- Drooglever-Fortuyn A. B. Cortical cell lamination of the hemispheres of some rodents. *Arch. Neurol. a. Path. London count. Asylum.*, 1914, 6, 221—354.
- Duncan D. A determination of the number of nerve fibers in the eight thoracic and the largest lumbar ventral roots of the albino rat. *J. Comp. Neurol.*, 1934, 59, 1, 47—60.
- Duncan D. An electron microscopic study of the embryonic neural tube and notochord. *Texas. Repts. Biol. a. Med.*, 1957, 13 (3), 367—377.
- Duncan D., Keyser L. Some determinations of the ratio of nerve cells to nerve fibers in the thoracic dorsal roots and ganglia of the cat. *J. Comp. Neurol.*, 1936, 64, 303—312.
- Dunn E. H. The influence of age, sex, weight and the relationship upon the number of medullated fibers and on the size of the largest fibers in the ventral root of the II cervical nerve of the albino rat. *J. Comp. Neurol.*, 1912, 22, 131—157.
- Dunn H. L. The growth of the central nervous system in the human fetus. *J. Compar. Neurol. a. Psychol.*, 1921, 33, 405—409.

- Dunning H. S., Wolff H. G. The relative vascularity of various parts of the central and peripheral nervous system of the cat and its relation to function. *J. Comp. Neurol.*, 1937, 67, 433—450.
- Duret H. Recherches anatomiques sur la circulation de l'encéphale. *Arch. Phys. norm. et Path.*, 1874, 6, 60—91, 316—354.
- Duret H. Revue critique de quelques recherches récents sur la circulation cérébrale. *L'Encéphale*, 1910, 1, 7.
- Ebnessajjade D. The human nucleus ambiguus. Inaugural Thesis, Shiraz, 1959.
- Eccles J. C., Sherrington C. Numbers and contraction values of individual motorunits examined in some muscles of the limb. *Proc. Roy. Soc. London, Ser. B.*, 1930, 106, 326—357.
- Economo C., Koskinas G. Die Cytoarchitektonik der Hirnrinde des erwachsenen Menschen. Leipzig — Wien, 1925.
- Economo C. Ein Koeffizient für Organisationshöhe der Grosshirnrinde. *Klin. Wschr.*, 1926, 5, 525.
- Economo C. Wie sollen wir Elitegehirne verarbeiten Messmethoden der Encephalometrie. Berlin, 1929.
- Edström J. B. The content and concentration of ribonucleic acid in motor anterior horn cells from rabbit. *J. Neurochem.*, 1957, 1, 159—165.
- Edström J. E., Hydén. Rybonucleotide analysis of individual nerve cells. *Nature*, 1954, 174, 128—129.
- Edström J. E., Hydén. Rybonucleotide analysis of individual nerve cells. Na- in den Ganglienzellen des Nucleus supraopticus der Albinratte unter experimentalen Bedingungen. *Zschr. Zellforsch. u. Mikr. Anat.*, 1958, 47, 187—200.
- Eecken H. M. V., Adams R. D. The anatomic and functional significance of the meningeal arterial anastomoses of the human brain. *J. Neuropath. a. exper. Neurol.*, 1953, 12, 2, 132—157.
- Efron R. The effect of handedness on the perception of simultaneity and temporal order. *Brain*, 1963, 86, 2, 261—285.
- Einarsson L. Histological analysis of Nissl-patterns and substance of nerve cells. *J. Comp. Neurol.*, 1957, 61, 101—133.
- Elliott K. A. Cross sectional diameters and areas of the human spinal cord. *Anat. Rec.*, 1945, 93, 287—293.
- Elliott K. A. Relation of ions to metabolism in brain. *Canad. J. Biochem. a. Physiol.*, 1955, 33, 466—480.
- Elliott K. A., Heller I. H. Metabolism of neurons and glia. В кн.: Metabolism of the nervous system. N. Y., 1957.
- Ellis R. S. Norms for some structural changes in the human cerebellum from birth to old age. *J. Comp. Neurol.*, 1920/1921, 32, 1—35.
- Engström A., Finean I. B. Biological Ultrastructure. N. Y., 1958.
- Engström H., Rexed B. Über die Kaliberverhältnisse der Nervenfasern im N. Statoacusticus des Menschen. *Zschr. mikrosk. anat. Forsch.*, 1940, 47, 448—455.
- Erlanger J., Gasser H. S., Bishop G. H. The compound nature of the action current of nerves as disclosed by the cathode ray oscillograph. *Amer. J. Physiol.*, 1924, 70, 624—666.
- Estable C. Considerations on the histological bases of neurophysiology. Brain mechanisms and learning. Symposium, 1961.
- Etemadi A. A. The dorsal motor nucleus of the vagus. *Acta anat.*, 1961, 47, 4, 328—332.
- Evans D. H. L., Murray J. G. Histological and functional studies on the fibre composition of the vagus nerve of the rabbit. *J. Anat.*, 1954, 88, 320—337.
- Fakredin Amirhosseini S. Über die Abhängigkeit der Nervenzellgrösse von der Körpergrösse beim Hund. *Anat. Anz.*, 1963, 112, 1, 32—36.
- Fernandez-Moran H. Electron microscope study of myelin sheath of nerve fibres. *Exper. Cell. Res.*, 1950, 1, 143—149.

- Fernandez-Moran H. Electron-microscopic structure of nervous tissue. В кн.: Metabolism of nervous tissue. Groningen, ed. D. Richter., 1957, 1—35.
- Ferrero C. Le champ frontal granulaire magnocellulaire de l'écorce cérébrale. Schweiz. Arch. f. Neur. u. Psychiat., 1947, 59, 41—70.
- Fessard A. Ultrastructures et fonctions du neurone. В кн.: Probl. struct., ultrastruct. et fonctions cellulaires, 1955.
- Finean J. B., Sjostrand H., Stenhamm R. Phospholipid cholesterol complexes in the structure of myelin. Experientia, 1953, 91, 1749.
- Foerster O. The cerebral cortex in man. Lancet, 1931, 221, 309—312.
- Foley J. O. The components of the cervical sympathetic trunk with special reference to its accessory cells and ganglia. J. Compar. Neurol., 1945, 82, 1, 77—91.
- Foley J. O. The special visceral efferent zone of the seventh cranial nerve in the canalis facialis. J. Comp. Neurol., 1948, 88, 3, 439—451.
- Foley J. O. A quantitative study of the functional components of the facial nerve. Am. J. Anat., 1960, 107, 3, 237—244.
- Foley J. O., Du Bois F. S. Quantitative studies of the vagus nerve in the cat. J. Comp. Neurol., 1937, 67, 49—64.
- Foley J. O., Pepper H. K., Kessler W. H. The ratio of nerve fibers to nerve cells in the geniculate ganglion. J. Comp. Neurol., 1946, 85, 141—148.
- Fowler H. A. Model of the nucleus dentatus of the cerebellum and its accessory nuclei. Bull. Johns Hopk. Hosp., 1901, 12, 151—154.
- Fox C. A., Barnard J. W. A quantitative study of the Purkinje cell dendritic branchlets and their relationship to afferent fibres. J. Anat., 1957, 91, 3, 299—313.
- Freedman W. B., Walker R. Size, development and innervation of labyrinth sensory areas in squalus. J. Comp. Neurol., 1942, 77, 3, 667—692.
- Friede R. L. Über die trophische Funktion der Glia. Virch. Arch. 1953a, 324, 15—26.
- Friede R. L. Eine einfache Methode zur Untersuchung der mechanischen Eigenschaften der Glia. Mikroskopie, 1953b, 8, 5/6, 191—195.
- Friede R. L. Gliaindex und Hirnstoffwechsel. Wien. Ztschr. Nervenheilk., 1953b, 7, 2, 143—151.
- Friede R. L. Der quantitative Anteil der Glia an der Cortexentwicklung. Acta anat., 1954, 20, 290—296.
- Friede R. L. Quantitative Verschiebungen der Schichten innerhalb des Entwicklungsverlaufes der Kleinhirnrinde und ihre biologische Bedeutung. Acta anat., 1955, 25, 1, 65—72.
- Friede R. L. Über die Molekularschicht (LamI) des Cortex und ihre Verhältnisse zu den Zellschichten. Arch. f. Psychiat. u. Zschr. Neurol., 1955, 193, 1, 1—10.
- Friede R. L. A comparative study of cytoarchitectonics and chemoarchitectonics of the cerebral cortex of the guinea-pig. Zschr. Zellforsch., 1960, 52, 4, 482—493.
- Friede R. L. A histochemical study of diaphorase in human white matter with some notes on myelination. J. Neurochem., 1961, 8, 17—30.
- Friede R. L. A quantitative study of myelination in hydrocephalus (Factors controlling glial proliferation in myelination). J. Neuropathol. exper. Neurol., 1962, 21, 4, 645—648.
- Friede R. L. Cerebellar Edema. Neurology, 1963a, 8, 1, 67—81.
- Friede R. L. The relationship of body size, nerve cell size, axon length and glial density in the cerebellum. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1963b, 49, 2, 187—193.
- Frommer J., Monroe C. W., Spector B. Fiber components of the chorda tympani and lingual nerves in man. Anat. Rec., 1959, 133, 2, 381.
- Frontera J. G. Evaluation of the immediate effects of some fixatives upon the measurements of the brains of macaques. J. Comp. Neurol., 1958, 109, 3, 417—438.

- Gagel O., Bodechtel G. Die Topik und feinere Histologie der Ganglienzellgruppen in der Medulla oblongata und im Ponsgebiete. Ztsch. f. Anat. Entwickl., 1929, 91, 1—3, 130—250.
- Galambos R. A glia neural theory of brain function. Proc. Nation. Acad. Sci. USA, 1961, 47, 1, 129—136.
- Gardner E. Decrease in human neurones with age. Anat. Rec., 1940, 77, 529—536.
- Gasser H. S., Erlanger J. The role of fiber size in the establishment of a nerve block by pressure or cocaine. Amer. J. Physiol., 1929, 88, 581—591.
- Gaule J. Zahl und Verteilung der markhaltigen Fasern im Froschrückenmark. Abh. d. Mathematisch-Physischen Klasse der Kngl. Sächsischen Gesselssch. d. Wissenschaft., 1889, 15, 737—780.
- Geiger V. Quantitative studies of brain of bony fish with particular reference to relative growth. Acta anat., Basel, 1956, 26, 121—164.
- Gelfan S. Neurone and synapse population in the spinal cord. Indication of role in total integration. Nature, 1963, 198, 4876, 162.
- Gerard M. W. Afferent impulses of the trigeminal nerve. The intramedullary course of the painful, thermal and tactile impulses. Arch. Neurol. a. Psychiat., 1923, 9, 306—338.
- Geren B. B. The formation from the schwann cell surface of myelin in the peripheral nerves of chick embryos. Exp. Cell Res., 1954, 7, 558—562.
- Geren B., Schmitt F. Electron microscope studies of the Schwann cell and its constituents. В кн.: Fine structure of cells. Symposium, 1954—1955.
- Gibson W. C. a. oth. Axon terminals in the normal human cerebrum and cerebellum. Anat. Rec., 1955, 123, 2, 239—257.
- Glees P. Terminal degeneration within the central nervous system as studied by a new silver method. J. Neuropath., 1946, 5, 54—59.
- Glees P. Neuroglia. Morphology and function, 1955.
- Glees P. Morphologie und Physiologie des Nervensystems. Stuttgart, 1957.
- Glees P. В кн.: Biology of Neuroglia. Ed. Windle, 1958, 241.
- Glees P., Bailey P. Schichtung und Fasergrösse des Tractus spino-thalamicus. Mschr. Psychiat. u. Neurol., 1951, 122, 3, 129—141.
- Glees P., Cole J. Ipsilaterale Herabsetzung der motorischen Funktion nach multiplen Läsionen in Area 4 bei einem rechtshändigen und einem ambidextren Makaken. Arch. Psychiat. u. Zschr. Neurol., 1952, 188, 440—455.
- Glees P., Cole J., Liddel T. E. G., Phillips C. G. Beobachtungen über die motorische Rinde des Affen. Arch. f. Psychiatr. u. Zschr. Neurol., 1950, 185, 675—689.
- Glees P., Soler J. Fiber content of the posterior column and synaptic connections of nucleus gracilis. Zschr. Zellforsch., 1951, 36, 381—400.
- Glimstedt G., Hakasson R. Measurement of thickness in various parts of histological sections. Nature, 1951, 167, 4245, 397—398.
- Goldby F. A quantitative study of transneural atrophy in the human lateral geniculate body. J. Anatomy, 1957, 91, 4, 567.
- Goldstein L., Plaut W. Direct evidence for nuclear synthesis of cytoplasmic ribosenuclein acids. Proc. Nat. Academy of USA. Washington, 1955, 41, 874.
- Golgi C. Appunti intorno alla struttura delle cellule nervose. Arch. ital. Biol., 1898, 30, 60—71.
- Goodman D. C., Losak J. G., Waters R. H. Paw preference and its relation to uncrossed corticospinal fibers in the rat. Anat. Rec., 1959, 133, 3, 384.
- Graf W. The microtome as an error producing factor in quantitative histological investigations. Acta anat., 1948, VI, 1/2, 141—144.
- Graf W. Caliber spectra of nerve fibers in the pigeon (Columbia domestica). J. Comp. Neurol., 1956, 105, 3, 355—364.
- Cray E. G. Axo-somatic and axo-dendritic synapses of the cerebral cortex; an electron microscope study. J. Anat., 1959a, 93, 4.
- Gray E. G. Electron microscopy of neuroglial cells of the cerebral cortex. J. Biophys. Biochem. Cytol., 1959b, 6/1, 121—122.

- Gray E. G. The granule cells, mossy synapses and Purkinje spine synapses of the cerebellum; light and electron microscope observation. *J. Anat.*, 1961, 95, 3, 345—356.
- Green J. D., Maxwell D. S. Hippocampal electrical activity. I. Morphological aspect. *EEG a. Clin. Neurophysiol.*, 1961, 13, 837—846.
- Grüsser O.-J., Hellner K. A., Grüsser-Cornehl's U. Die Informationsübertragung im afferenten visuellen System. *Kybernetik*, 1962, 1, 5, 175—192.
- Guild S. R. Correlations of histologic observations and the acuity of hearing. *Acta oto-laryng.*, 1932, 17, 207—245.
- Guillery R. W. A quantitative study of the mamillary bodies and their connexions. *J. Anat.*, 1955, 89, 1, 19—32.
- Gurewitsch M., Chatschaturian A. Zur zytoarchitectonik der Grosshirnrinde der Feliden. *Zschr. Anat. u. Entwickl.*, 1928, 87, 100—138.
- Haddara M. A quantitative study of the postnatal changes of the packing density of the neurons in the visual cortex of the mouse. *J. Anat.*, 1956, 90, 4.
- Hager H., Hirschberger W., Scholz W. Electron optic findings on CNS in normal pathology. *Nervenarzt*, 1959, 30, 7, 298—305.
- Haggard R. A., Barr M. L. Quantitative data on the size of synaptic bulbes in the cat's spinal cord. *J. Comp. Neurol.*, 1950, 93, 17—37.
- Häggqvist G. Analyse der Faserverteilung in einem Rückenmarkquerschnitt (Th³). *Zschr. mikr. anat. Forsch.*, 1936, 39, 1—34.
- Häggqvist G. Fasernalytische Studien über die Pyramidenbahn. *Acta psychiat. Kbh.*, 1937, 12, 457—466.
- Haguenau F., Bernhard. Aspect de la substance de Nissl au microscope électronique. *Exper. Cell. Res.*, 1953, 4, 496—498.
- Hajashimoto I. (Хаясимото Исаму). A study on the development of the human hypoglossal nucleus. *Bull. Kobe Med. Coll.*, 1960, 20, 2, 245—259.
- Hall E. K., Schneiderhan M. A. Spinal ganglion hypoplasia after limb amputation in the fetal rat. *J. Compar. Neurol.*, 1945, 82, 1, 19—34.
- Hamburger V. The life history of nerve cells. *Am. Scient.*, 1957, 45, 263—267.
- Hammarberg R. A. Studien über Klinik und Pathologie der Idiotie. *Uppsala*, 1895.
- Hardesty J., 1899. Цит. по: Swensson, 1948.
- Hardesty W. H. a. oth. Studies of carotid-artery blood flow in man. *New Engl. J. Med.*, 1960, 263, 19, 944—946.
- Harley. Quantitative study of the cells and fibers in the nuclear complexes of the fourth and sixth nerves. *Am. J. Ophthalmol.*, 1942, 25, 1029. Цит. по: Sinclair, 1958.
- Harman P. J. Volumes of basal ganglia and cortex in mammals. *Proc. Soc. Exper. Biol. a. Med.*, 1943, 54, 3.
- Harman P. J. Volumes of caudate putamen complex in primates. *Anat. Rec.*, 1945, 91, 3, 279.
- Harman P. J., Carpenter M. V. Volumetric comparisons of the basal ganglia of various primates including man. *J. Comp. Neurol.*, 1950, 93, 125—139.
- Harms J. W. Alterserscheinungen im Hirn von Affen und Menschen. *Zool. Anz.*, 1928, 74.
- Harreveld, van A., Schade J. P. Nerve cell destruction by asphyxiation of the spinal cord. *J. of Neuropath. a. exper. Neurol.*, 1962, XXI, 3, 410—423.
- Hartmann J. F. An electron optical study of sections of central nervous system. *J. Compar. Neurol.*, 1953, 99, 201—225.
- Hartmann J. F. Electron microscopy of mitochondria in the central nervous system. *J. Byoph. Biochem. Cytol.*, 1956, 2, 375—378.
- Hassler O. The arteries of the spinal cord. Differences in morphology at various levels. *Anat. Anz.*, 1963, 112, 1, 19—24.
- Hatai S. Number and size of spinal ganglion cells and dorsal root fibers in the white rat at different ages. *J. Comp. Neurol.*, 1902, 12, 107—124.

- Hatai S. On increase in the number of medullated nerve fibers in the ventral roots of the spinal nerves of the growing white rat. *J. Comp. Neurol.*, 1903, 13, 177—183.
- Haug H. Der Grauzellkoeffizient des Stirnhirnes der Mammalia in einer phylogenetischen Betrachtung. *Acta Anat.*, 1953, 19, 60—100; 154—190; 239—270.
- Haug H. Die Treffermethode, ein Verfahren zur quantitativen Analyse im histologischen Schnitt. *Zschr. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, 1955, 118, 302—312.
- Haug H. Remarks on the determination and significance of the graycellcoefficient. *J. Comp. Neurol.*, 1956, 104, 3, 473—493.
- Haug H. Quantitative Untersuchungen an der Sehrinde. Stuttgart, 1958.
- Haug H. Die Zelldichte und ihre Bedeutung für die Hirnrinde und ihre Areale. *Dtsch. Zschr. Nervenerkrank.*, 1959, 178, 6, 648—667.
- Haug H. Die quantitative Zellvolumenverhältnisse der Hirnrinde. Ein Vergleich der menschlichen Ontogenese mit den Verhältnissen bei den Mammalia. B KH.: D. Tower, J. Schädé. *Structure and function of the cerebral cortex*, 1960, 28—35.
- Hawkins A., Olszewski J. Glia nerve cell index for the cortex of the whale. *Science*, 1957, 126, 76—77.
- Hawkins A., Olszewski J. Quantitative study of gliosis in degenerating pyramidal tracts. *J. Neuropath. a. Exp. Neurol.*, 1960, 19, 1, 130—34.
- Hechst B. Beiträge zur Histopathologie der Schizophrenie. *Mschr. Psychiatr. u. Neurol.*, 1933, 87, 32—47.
- Heidenheim M. Plasma und Zelle. B KH.: *Handbuch der Anatomie des Menschen*, v. 2. Jena, 1911, 687.
- Heilova Z., Kmentová-Sklenská A. Rozměry tepen mozkových u novorozence a u dospělého. *Cesk. Morfol.*, 1955, 3, 4 293—301.
- Heinrichs L., Kühlenkampff H. Die Anzahl der Betzschen Zellen. Über-Rechts-Links Unterschiede im Nervensystem der weissen Maus. *Zschr. Anat. Entwicklungsgesch.*, 1957, 120, 145—149.
- Heinze M. Cytoarchitektonische Untergliederung der Area occipitalis. *J. f. Hirnforschung*, 1956, 1, 3.
- Heller J. H., Elliott K. Desoxyribonucleic acid content and cell density in brain and human brain tumors. *Canad. J. Biochem. a. Physiol.*, 1954, 32, 5, 584—592.
- Heller J. H., Elliott K. The metabolism of normal brain and human gliomas in relation to cell type and density. *Canad. J. Biochem. a. Physiol.*, 1955, 33, 3, 395—403.
- Hempel K. — J., Treff W. M. Die Gliazelldichte bei klinisch Gesunden und Schizophrenen. *J. f. Hirnforschung*, 1959, 4, 5, 374—411.
- Henneberg R. Messung der Oberfläche der Grosshirnrinde. *J. Psych. u. Neurol.*, 1910—1911, 17, 144—158.
- Herrick C. J. Development of the optic nerves of amblystoma. *J. Comp. Neurol.*, 1941a, 74, 473—534.
- Herrick C. J. The eyes and optic paths of the catfish *Ameiurus*. *J. Comp. Neurol.*, 1941b, 75, 2, 255—286.
- Hertwig O. Ueber Korrelation von Zell- und Kerngrösse und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. *Biol. Zbl.*, 1903, 23, 2, 49—62, 108—119.
- Hess A. The fine structure of young and old spinal ganglia. *Anat. Rec.*, 1955, 123, 4, 399—424.
- Hess A. Optic centres and pathways after eye removal in fetal guinea pigs. *J. Comp. Neurol.*, 1958, 109, 1, 91—115.
- Hess A., Lansing M. The fine structure of young and old spinal ganglia. *Anat. Rec.*, 1955, 123, 399.
- Hindze B. Die Hirnarterien des Schimpansen. *Zschr. Morphol. u. Anthropol.*, 1930, 27, 468—491.
- Hinsey J. C., Gasser H. S. The component of the dorsal root mediating vasodilatation and the Sherrington contracture. *Am. J. Physiol.*, 1930, 92, 679—689.

- Hinsey J. C., Krupp M. A., Lahmon W. T. Reaction of spinalganglion cells to section of dorsal roots. *J. Comp. Neurol.*, 1937, 67, 2, 205—214.
- Hochi J. A. Biometrische Studien über Gehirngewichte. *Zbl. Neurol. u. Psych.*, 1930, 57.
- Hoff, 1932. Цит. по: G. Gray, 1959.
- Hoffman H. H., Kuntz A. Vagus nerve components. *Anat. Rec.*, 1957, 127, 3, 551—568.
- Hoffman H. H., Schnitzlein H. N. The numbers of nerve fibers in the vagus nerves of man. *Anat. Rec.*, 1959, 133, 2, 449.
- Hoffman H. H., Schnitzlein H. N. The numbers of nerve fibers in the vagus nerve of man. *Anat. Rec.*, 1961, 139, 3, 429—434.
- Holmes G., May W. P. On the exact origin of the pyramidal tract in man and other mammals. *Brain*, 1909, 32, 1.
- Holmes N. Silver staining of nerve axons in paraffin sections. *Anat. Rec.*, 1943, 86, 157—188.
- Hopf A. Zur architektonischen Gliederung der menschlichen Hirnrinde. *J. f. Hirnforsch.*, 1954, 1, 10.
- Höpker W. Das Altern des Nucleus dentatus. *Zschr. Altersforsch.*, 1951, 5, 256—277.
- Horányi B. Zur Pathophysiologie der Pyramidenbahn. *Dtsch. Zschr. Nervenheilk.* 1958, 178, 380—384.
- Horstmann E. Abstand und Durchmesser der Kapillaren im Zentralnervensystem verschiedener Wirbeltierklassen. В кн.: D. B. Tower und J. P. Schädé. Structure and function of the cerebral cortex. Amsterdam — London — N. Y., 1960, 59—63.
- Horstmann E. Was wissen wir über den intercellulären Raum in ZNS? *World Neurol.*, 1962, 3, 112—117.
- Housholder A. S., Landahl H. D. Mathematical biophysics of the central nervous system. Bloomington, 1945.
- Hrdlička A. Brain weights in bertebrates. *Proc. Smithson. Coll.* 1905, 48, 89—112.
- Hrdlička A. Weight of brain and of internal organs in american monkeys. *Am. J. Anthropol.*, 1925, 8, 201—211.
- Hudovernig C. Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und zur Lokalisationslehre einiger Gehirnnervenkerne (Nervus Hypoglossus, Vagus und Facialis). *J. Psychol. u. Neurol.*, 1907, 9, 4, 137—164; 1908, 10, 6, 247—273; 1908, 11, 1/2, 26—48.
- Hudson G., Lazarow A., Hartmann J. F. A quantitative electron-microscopic study on mitochondria in motor neurons following sections. *Exp. cell. Res.*, 1961, 24, 440—456.
- Huerkamp B., Opitz E. Die Blutgefäße des Augenhintergrundes bei Höhenangepassten Kaninchen. *Arch. f. ges. Physiol.*, 1950, 252, 129—145.
- Huxley J. Problems of relative growth. New York, 1932.
- Hyde J. B. A study of the sorcid trigeminus. *J. Comp. Neurol.*, 1957, 107, 3, 339—353.
- Hyden H. Protein metabolism in nerve cell during growth and function. *Acta Physiol. Scand.*, 1943, 6, Suppl. XVII, 136.
- Hyden H. The Neuron. В кн.: The cell, ed. J. Brachet. 1960, 216.
- Hyden H., Larsson S. The application of scanning and computing cell analyzer to neurocytological problems. *J. Neurochem.*, 1957, 1, 134—144.
- Hyden H., Pigon A. A cytophysiological study of the functional relationship between oligodendroglial cells and nerve cells of Deiters' nucleus. *J. Neurochemistry*, 1960, 6, 57—72.
- Ingbert C. E. An enumeration of the medullated fibers in the ventral roots of the spinal nerve in man. *J. Comp. Neurol.*, 1904, 14.
- Inukai T. On the loss of Purkinje cells with advancing age, from the cerebellar cortex of the albino rat. *J. Comp. Neurol.*, 45, 1—28, 1928.

- Исикава Х. A metrological study of the blood capillary density of the rhombencephalon, spinal cord and the peripheral nerves in the cat. Fukuoka igaku zassi, Fukuoka acta med., 1959, 50, 11, 4275—4292.
- Iungklass F. K., Orthner. Über quantitative Beziehungen im Stammhirn. Dtsch. Zschr. Nervenheilk. 1960, 181, 1, 62—70.
- Jacob A. Das Kleinhirn. В кн.: Handbuch mikr. Anat. des Menschen, v. Möllendorff, 1927, 4, 1, 674.
- Jaeger R. Inhaltsberechnungen der Rinden und Marksubstanz des Grosshirns durch planimetrische Messungen. Arch. f. Psychiat., 1914, 54, 261—272.
- Jansen I., Brodal A. Das Kleinhirn. В кн.: Möllendorff's Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, 1958, 4/8, 1—323.
- Jansky M. Über das Verhältnis der Faseranzahl im Fasciculus opticus der Ratte und Maus. (Ein Beitrag zum Studium der Beziehung zwischen Organgrösse und Organstruktur). Mikrosk.-anat. Forsch., 1959, 65, 2, 303—312.
- Jasper H. (ред.) Ретикулярная формация мозга. Пер. с англ. М., 1962.
- Jensen J. Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Grosshirn und Geistesstörung. Arch. f. Psychiat., 1875, 5, 587—757.
- Jones K. L. Cell fiber ratios in the vagus nerve. J. Comp. Neurol., 1937a, 67, 469—482.
- Jones K. L. Split nucleoli as a source of error in nerve cell count. Stain Techn., 1937b, 12, 430.
- Joseph J. Nuclear population changes in the degenerative posterior columns of the rabbit's spinal cord. J. Anat., 1953, 87, 443.
- Young J. Synapses in the spinal cord. В кн.: Progress in Neurobiology, ed. by J. A. Kappers. Amsterdam — New York, 1956, 83—87.
- Kappers A. Indices für die Anthropologie der Gehirne. Amsterdam, 1926.
- Kappers A., Huber G. C., Crosby E. C. The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man. N. Y., 1936.
- Kakeschita T. Zur Anatomie der opercularen Temporalregion. Vergleichende Untersuchung der rechten und linken Seite. Arb. neur. Inst. Wien, 1925, 27.
- Kawamura Hisashi. Fibrometrical study on various nervous tracts of the medulla oblongata in a monkey (macaca irus). Fukuoka igaku Zassi. Fukuoka acta med., 1959, 50, 9, 3024—3037.
- Kety S. S., Schmidt C. F. The nitrous oxide method for the quantitative determination of cerebral blood flow in man. Theory, procedure and normal values. J. Clin. Invest., 1948, 27, 4, 476—483.
- Keith A. Growth of brain in men and monkeys. J. Anat. Physiol., 1895, 29, 282—303.
- Kharechko X., Brizzee K. Quantitative morphological studies of the developing cerebral cortex in the cat. Anat. Rec., 1959, 133, 2, 399.
- King I. L. The pyramidal tract and other descending paths in the spinal cord of the sheep. Quart. J. Exper. Physiol., 1911, 4, 133—150.
- Kishi S., Horata A., Hayashimoto I. (Киси и др.). Anatomical study on the nucleus N. hypoglossi of macacus irus. Bull. Kobe Med. Coll., 1959, 17, 2, 515—519.
- Klatt F. K. Noch einmal Hirngrösse und Körpergrösse. Zool. Anz., 1955, 155, 9—10, 215—232.
- Knudsen P. A. Ventrikeles størrelsesforhold: anatomisk normale hjerner fra voksne mennsker. Odense, 1958.
- Kock S. L. The structure of the third fourth, fifth, sixth, ninth, eleventh and twelfth cranial nerves. J. Comp. Neurol., 1916, 26, 541.
- Koelle G. B. Histochemical localisation of cholinesterases in central nervous system of rat. J. Comp. Neurol., 1954, 100, 211—235.
- Kojima T. and others. A quantitative analysis of the cells in the cerebral cortex. Nihon Univ. Med. J., 1960, 19, 3, 620—630.
- Kölliker A. Mikroskopische Anatomie. Leipzig, 1850, 434.
- Kölliker A. Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 2 Aufl. Bd. II. Leipzig, 1896.

- Körner F. Variationstatistische Untersuchungen über die Grösse der Kerne und Kernkörperchen menschlicher Nervenzellen. Zschr. mikrosk. anat. Forsch., 1937, 42, 81—115.
- Kozaka. Folia Neurobiol., 1912, Bd. 6. Цит. по: Buskirk, 1945.
- Kraus W. M., Dawson C., Weil A. The measurement of cerebral and cerebellar surfaces. Arch. Neur. Psych., 1928, 19, 454—477.
- Krause W. Allgemeine und mikroskopische Anatomie. В кн.: Handbuch d. menschl. Anatomie, 1876, Bd. 1.
- Kreiner K., Maksymowicz K. A threedimensional model of the striatal nuclei in the dogs brain. Acta biol. exper., 1962, 22, 1, 69—79.
- Kreht H. Eine Methode zur Volumenbestimmung architektonischer Felder. J. Psychol. u. Neurol., 1933, 45.
- Kreht H. Zur Volumengrösse der architektonischen Felder 55—56 einiger menschlichen Gehirne im Vergleich zu der Schimpansen und Orang-Utan. Zschr. mikr. anat. Forsch., 1936, 39, 3, 409—414.
- Kreuzfuchs S. Die Grösse der Oberfläche des Kleinhirns. Arb. Neur. Inst. Univ. Wien, 1902, 9, 274—278.
- [Krieg W. J.] Криг У. Дж. Выступл. в прениях. В кн.: Ретикулярная формация мозга. Тр. Междунар. симпозиума, Детройт (США). Пер. с англ. М., 1962.
- Kristenson A. Zur Kenntnis des spinalen Phrenicuskernes. Acta psychiatr. et neurologica (Copenhagen), 1934, 9, 3—4, 259—282.
- Krogh A. Anatomie und Physiologie der Capillaren. Berlin, 1924.
- Kryspin-Exner W. Über die Architektonik der Glia im Z. N. S. des Menschen und der Säugetiere. Proc. of the first Internat. Congr. Neuropath., Roma, 1952, Bd. III, 504.
- Kryspin-Exner W. Zur Morphologie der Glia im Nissl-Bilde. Zschr. Anat. u. Entwicklungsg., 1942, 112, 1, 389—416.
- Kumai, Tadasii (Кумай, Тадаси). On the three dimensional size of the nerve cell bodies of the reticular nucleus in cats. Fukuoka igaku zasshi. Fukuoka acta med., 1959, 50, 11, 4360—4372.
- Kummer H. Beitrag zur quantitativen Bestimmung der Entwicklungshöhe des Säugetiergehirns. Psychiat. et Neurol. Basel, 1961, 142, 6, 352—375.
- Kure K., Sano T. Faserarten im N. facialis und die funktionelle Bedeutung des Ganglion geniculi. Zschr. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., 1935, 23, 495—504.
- Kuypers H. G. J. Central projection to motor and somatosensory cellgroups. Brain, 1960, 83, 161—184.
- Lange P. W. Determination of thickness of microscopic objects. Lab. Invest., 1954, 3, 116—132.
- Lapicque L. Le poids du cerveau et la grandeur du corps. Biologica, 2-e annee, 1912, 21, 257—265.
- Lapicque L. Tableau du poids somatique et encéphalique dans les espèces animales. Bull. Soc. Anthropol. Paris, 1907, 8(5), 248—262.
- Larsell O. Anatomie of the nervous system. N. Y., 1951.
- Lashley K. S. The mechanism of vision. J. Comp. Psychol., 1932, 13, 173—200.
- Lashley K. S. The mechanism of vision XVI. The functioning of small remnants of the visual cortex. J. Comp. Neurol., 1939, 70, 1, 45—67.
- Lashley K. S. The cytoarchitecture of the cerebral cortex of Ateles. J. Comp. Neurol., 1946, 85, 223—306.
- Lassek A. M. The human pyramidal tract. A numerical investigation of the Betz cells of the motor area. Arch. Neurol. a. Psychiat., 1940, 44, 718—724.
- Lassek A. M. The pyramidal tract of the monkey. A Betz cell and pyramidal tract enumeration. J. Comp. Neurol., 1941, 74, 193.
- Lassek A. M. The human pyramidal tract. Arch. Neurol. a. Psychiat., 1941, 45, 964.
- Lassek A. M. The pyramidal tract. The effect of pre- and postcentral cortical lesions on the fiber content of the pyramids in monkey. J. Nerv. Ment. Dis., 1942, 95, 6, 721—729.

- Lassek A. M. Pyramidal tract. *J. Neuropath. a. Exper. Neurol.*, 1946, 5, 72—76
- Lassek A. M. The pyramidal tract. A study of secondary degeneration in immature cats. *J. Comp. Neurol.*, 1950, 92, 1, 17—22.
- Lassek A., Dowd L., Weil A. The quantitative distribution of the pyramidal tract in the dog. *J. Comp. Neurol.*, 1930, 51, 1, 153—163.
- Lassek A. M., Evans J. P. Human pyramidal tract. Effect of hemisphere-ectomies on fiber components of pyramids. *J. Comp. Neurol.*, 1945, 83, 113—119.
- Lassek A. M., Evans J. A. The human pyramidal tract. A study of the representation of the cortico-spinal components in the spinal cord. *J. Comp. Neurol.*, 1946, 84, 1, 11—17.
- Lassek A. M., Karlsberg P. The pyramidal tract of an aquatic carnivore (seal). *J. Comp. Neurol.*, 1956, 106, 2, 425—431.
- Lassek A. M., Rasmussen G. L. A quantitative study of new-born and adult spinal cords of man. *J. Comp. Neurol.*, 1938, 69, 371—379.
- Lassek A. M., Rasmussen G. L. A regional volumetric study of the gray and white matter of the human prenatal spinal cord. *J. Comp. Neurol.*, 1939, 70, 1, 137—151.
- Lassek A. M., Rasmussen G. L. The human pyramidal tract. A fiber and numerical analysis. *Arch. Neurol. a. Psychiat.*, 1939, 42, 872—876.
- Lassek A. M., Rasmussen G. L. Comparative fiber and numerical analysis of the pyramidal tract. *J. Comp. Neurol.*, 1940, 72, 417—428.
- Lassek A. M., Weatley W. D. An enumeration of the large motor cells of area 4 and the axons in the pyramids of the chimpanzee. *J. Comp. Neurol.*, 1945, 82, 299—302.
- Latimer H. B. The relative weights of the major subdivisions of the brain and spinal cord in several species of animals. *Univ. of Kan. Sci. Bull.*, 1946, 31, 1, 211—221.
- Latimer H. B. The weights of the brain and of its parts and the weight and length of the spinal cord in the adult male guinea pig. *J. Comp. Neurol.*, 1950, 93, 1, 37—51.
- Latimer H. B., Savin P. B. The weight of the brain of its parts and the weight length of the spinal cord in the rabbit. *J. Comp. Neurol.*, 1955, 103, 3, 513—539.
- Lauber H. Anatomische Untersuchungen des Auges von *Cryptobranchus japonicus*. *Anat. Hefte*, 1902, 20, 1—17.
- Lazorthes G. Vascularisation et circulation cérébrales. 1961.
- Lazorthes G., Amaral-Gomes G., Bastide G. Note sur l'angioarchitecture de l'écorce cérébrale. *Bull. Ass. Anat.*, 1962, 112, 450—453.
- Lazorthes G., Gaubert I., Planel H., Lacomme J., Guilhen A. La constitution des nerfs craniens. Etude analytique et déductions. *Sem. hôp. Pathol. et biol.*, 1962, 10, 1—2, 49—60.
- Lazorthes G., Lacomme J., Gaubert I., Planel H. La constitution du nerf auditif. *Presse méd.*, 1961, 69, 2, 1067—1068.
- Leghissa C. Contribution ultérieure à une meilleure connaissance de l'appareil de Mauthner chez les poissons et observations sur la morphologie de la fibre. *В кн.: Progress in neurobiology*. Ed. A. Kappers, 1956, 45—62.
- Lenhossék, von, M. Über die Pyramidenbahnen im Rückenmarke einiger Säugetiere. *Anat. Anz.*, 1889, 4, 208—219.
- Levi G. Studi sulla grandezza della cellula nervosa. *Arch. Ital. di Anat. e di embriol.*, 1906, V.
- Levi G. I gangli cerebrospinali. *Arch. Ital. di anat. e di embr.*, 1908, Suppl. v. 7.
- Levi G. Studi sulla grandezza della cellula 3. *Rev. di biol.* 1915.
- Lierse W. Die Kapillarabstände in verschiedenen Hirnregionen der Katze. *Zschr. Zellforsch.*, 1961, 54, 2, 199—206.
- Lindén L. The effect of stellate ganglion block on cerebral circulation in cerebrovascular accidents. *Acta med. Scand.*, 1955, 151, 1, 301.

- Lindgren A. G. H. Quantitative Untersuchungen über den Kapillarengehalt der grauen Substanz des Gehirns bei jungen und alten Menschen. *J. Psychol. u. Neurol.*, 1937, 47, 5, 483—509.
- Linowiecki A. J. The comparative anatomy of the pyramidal tract. *J. Comp. Neurol.*, 1914, 24, 509.
- Lojda Z. Kvantitativní studie o Purkynových buňkách v lidském mozkě. *Česk. Morfol.* 1955, 3, 1, 66—78.
- Lorente de No. Ein Beitrag zur Kenntnis der Gefäßverteilung in der Hirnrinde. *J. Psychol. u. Neurol.*, 1927, 35, 19—27.
- Lorente de No. Studies on the structure of the cerebral cortex. *J. Psychol. u. Neurol.*, 1934, 46, 113.
- Lorenzo, de, A. J. Electron-microscopy of the cerebral cortex. *Bull. Johns Hopk. Hosp.*, 1961, 108, 258—279.
- Lloyd D. P. C. The spinal mechanism of the pyramidal system in cats. *J. Neurophysiol.*, 1941, 4, 525—546.
- Loth E. Szłoweł przeszłości. Warszawa, 1953.
- Lowry O. H. Quantitative histochemistry of brain. *J. Histochem. a. Cytochem.*, 1953, 1, 420—428.
- Lowry O. H. Quantitative analyses of single nerve cell bodies. В кн.: *Progress in Neurobiol.*, 1957, 11, 53, 69—76.
- Ludi P. Kernvolumetrische Untersuchungen an Ganglienzellen im Rauten und Mittelhirn, des Menschen. *Zschr. Zellforsch.*, 1951, 36, 476—502.
- Ludwig. Rechts-Linksproblem im Tierreich und beim Menschen. Berlin, 1932.
- Luna E., 1920. Цит. по: Craigie, 1955.
- Luse S. Formation of myelin in the central nervous system. *J. Bioph. Biochem. Cytol.*, 1956, 2, 6.
- Lütgemeier F. Histologische Besonderheiten der Gehirne von Chiropteren verschiedener Körpergrösse und verschiedener Orientierungsweise. *Zschr. Morphol. u. Ökol. Tiere*, 1962, 5, 6, 687—725.
- Maccubbin D. A., Van Buren I. M. A quantitative evaluation of hypothalamic degeneration and its relation to diabetes insipiens following interruption of the human hypophyseal stalk. *Brain*, 1963, 86, III, 443—464.
- Maleci O. Contributo alla conoscenza delle variazioni quantitative delle cellule nervose nella senescenza. *Arch. ital. d. anat. e di embriol.*, 1934, 33, 883—901.
- Maleci O. Sul rapporto numericotra le cellule die nuclei di origine e le fibre di nervi motori encefalici dell' uomo, con osservazioni differenze qualitative delle fibre. *Arch. ital. d. anat. e di embriol.*, 1936, 35, 559—583.
- Manuvrier L. 1902. Цит. по Я. Я. Рогинскому и М. Г. Левину, 1955.
- Mao Zeng-rong. (Мао Цзэн-Жун). Die kapillare Dichtigkeit der 6 Areen der Grosshirnrinde des Menschen. *Acta anat. sinica*, 1959, 4, 3, 153—164.
- Marengo B. 1944. Цит. по Пирсу Э. Гистохимия. М., 1962, стр. 668.
- Marschall J. On the relations between the weight of the brain and its parts and stature of the body in man. *J. Anat. a. Physiol.*, 1892, 26, 445—500.
- Marburg O. Beiträge zur Kenntnis der Grosshirnrinde der Affen. *Arb. a. d. Neurol. Inst. a. d. Wien. Univ.*, 1907, 16.
- Marschand F. Über das Hirngewicht des Menschen, 1902.
- Martin K. Lehrbuch der Anthropologie in systematischer Darstellung. Jena, 1914.
- Mayer O. Mikrometrische Untersuchungen über Zelldichtigkeit der Grosshirnrinde bei den Affen. *J. f. Psychol. u. Neur.*, 1912, 17.
- Matsukawa J. (Мацукава). Comparative anatomical studies on the amygdaloid complex of the primates. *Bull. Kobe Med. Coll.*, 1959, 17, 2, 422—554.
- McCotter R. E. Regarding the length and extent of the human medulla spinalis. *Anat. Rec.*, 1916, 10, 559—564.
- McCulloch N. S., Pitts D. A. logical calculus of the ideas imminent in nervous activity. *Bull. Math. Biophys.*, 1944, 5, 115—137.
- Morriam K. W. The determination of section thickness in quantitative microspectrophotometry. *Lab. Invest.*, 1957, 3, 245—261.

- Meyer J. S., Fang H. C., Denny-Brown D. Polarographic study of cerebral collateral circulation. *Arch. Neurol. a. Psychia.*, 1954, 72, 3, 296—312.
- Micklewright H. L. a. oth. The determination of cell volume. *Exp. Cell. Res.*, 1953, 4, 151—158.
- Mitra N. Quantitative analyses of cell types in mammalian neocortex. *J. of Anatomy*, 1953, 89, 4, 467—483.
- Mitra N. The effect of absence of function on the cell types of the visual cortex. *J. Anat. Soc. India*, 1958, 7, 2, 86—91.
- Mjasita K. A quantitative analysis of the cells in the cerebral cortex. *Nihon Univ. Med. J.*, 1960, 19, 1925—1934.
- Monnier M. Retinal, cortical and motor responses to photic stimulation in man. Retino-cortical time and opto-motor time. *J. Neurophysiol.*, 1952, 15, 4, 468—486.
- Moore K. L., Barr M. L. Morphology of nerve cell nucleus in mammals with special reference to sex chromatin. *J. Comp. Neurol.*, 1953, 98, 213—231.
- Morin G., Poursines Y., Moffre S. Sur l'origine de la voie pyramidale. Documents obtenus par la méthode des dégénérescences descendantes chez le chien. *J. Physiol.*, 1951, 43, 75—96.
- Moyer E. K., Freeman B. Number of fibers in motor spinal nerve roots of young and senile cats. *Anat. Rec.*, 1955, 121, 2, 411.
- Moyer E. K., Kiliszewski B. The number of nerve fibers in motor spinal nerve roots of young nature and aged cats. *Anat. Rec.*, 1958, 131, 4, 681—699.
- Mülman L. Die Abhängigkeit des Hirngewichtes. München, 1957.
- Murakami Masahiro. Elektronmikroskopische Untersuchungen der neurosekretorischen Zellen im Hypothalamus der Maus. *Zschr. Zellforsch.*, 1962, 56, 3, 277—299.
- Myer De W. The methods and advantages of random sampling in the census of nerve fibers and other histological elements. *Anat. Rec.*, 1956, 125, 443—456.
- Myer De W., Russel J. The number of axons in the right and left medullary pypamids of *Macaca rhesus* and the ratio of axons to myelin sheaths. *Acta morphol. Neerl.-Scand.*, 1958, 2, 2, 134—139.
- Myer De W. Number of axons and myelin sheaths in adult man medullary pyramids. *Neurology*, 1959, 9, 1, 42—47.
- Naito I. Das Hirnrindenbild bei Schizophrenie. Leipzig — Wien, 1924.
- Nath V. The Golgi controversy. *Nature*, 1957, 180, 967—969.
- Nathan P. W., Smith M. C. Spino-cortical fibres in man. *J. Neurol., Neurosurg. a. Psychiat.*, 1955, 18, 181—190.
- Neimanis G. Über Kaliberschwankungen und Verlaufsanomalien des intrakraniellen Abschnittes der A. vertebralis. *Frankfurter Zschr. Pathol.*, 1956, 67, 5, 461—484.
- Niemineva K., Tervilä L. On the capillary bed of the human fetal cerebellar hemispheres. *Acta anat.*, 1953, 19, 204—209.
- Nissl F. Ueber experimentell erzeugte Veränderungen an den Vorderhornzellen des Rückenmarks bei Kaninchen mit Demonstration mikroskopischer Präparate. *Allgem. Zschr. Psychiatr.*, 1892, 48(197), 675—682.
- Nissl F. Ueber die sogenannten Granula der Nervenzellen. *Neurol. Zbl.*, 1894, 13, 676—814.
- Nittono Kenji. On the growth of the neurons composing the gasserian ganglion at the albino rat between birth and maturity. *J. Compar. Neurol.*, 1920, 32, 2, 231—270.
- Nittono Kenji. On bilateral effects from the unilateral section of branches of the nervus trigeminus in the albino rat. *J. Comp. Neurol.*, 1923, 35, 133—161.
- Noback C. K. Growth of human brain. *J. Comp. Neurol.*, 1956, 105, 3, 539—550.
- Nürnbergger I. I. Direct enumeration of cells of the brain. В кн.: Windle. *Biology of Neuroglia*, 1958, 193—202.
- Nürnbergger J. A., Engström A., Lindström B. Study of ventral horn cells of adult cat. *J. Cell. a. Comp. Physiol.*, 1952, 39, 215—254.

- Nyberg-Hansen R., Rinvik E. Some comments on pyramidal tract with special reference to its individual variations in man. *Acta neurol. Scand.*, 1963, 39, 1, 1—23.
- Okamura T. (Okamypa Topy). A study of the blood capillary density in different parts of the cerebrum. *Fukuoka acta med.*, 1959, 50, 11, 4450—4462.
- Olszewski J. Zur Morphologie und Entwicklung des Arbeitskerns unter besonderer Berücksichtigung des Nervenzellkernes. *Biol. Zbl.*, 1947, 66, 265—304.
- Olszewski J. On the anatomical and functional organization of the spinal trigeminal nucleus. *J. Comp. Neurol.*, 1950, 92, 3, 401—413.
- Olszewski J., Baxter D. Cytoarchitecture of the human brain stem. Basel-New York, 1954.
- Oppel O. Mikroskopische Untersuchungen über die Anzahl und Kaliber der markhaltigen Nervenfasern in Fasciculus opticus des Menschen. *Graefe's Arch. f. Ophthalmol.*, 1963, 166, 19—27.
- Opitz E. Über die Sauerstoffversorgung des ZNS. *Naturwissenschaften*, 1948, 35, 80—88.
- Osterberg G. A. Topography of the layer of rods and cones in the human retina. *Acta ophtalm.*, Copenhagen, 1935, Suppl. 6, 1—103.
- Palade C. Electron microscope observation of interneuronal and neuromuscular synapses. *Anat. Rec.*, 1954, 118, 2, 335—336.
- Palade C., Porter. Studies on the endoplasmic reticulum. *J. Bioph. Biochem.*, 1955, 1, 567—583.
- Palay S. L. Electron microscope study of the cytoplasm of neurons. *Anat. Rec.*, 1954, 118, 2, 336.
- Palay S. L., Palade G. E. The fine structure of neurons. *J. Bioph. Biochem. Cytol.*, 1955, 1, 69—88.
- Palay S. L. Synapses in the central nervous system. *J. Bioph. Biochem. Cytol.*, 1956, 2, 4, 193—202.
- Palay S. L. Contributions of electron microscopy to neuroanatomy. В кн.: New research techniques of Neuroanatomy. Springfield, 1957.
- Palmer S. C. The numerical relations of the histological elements in the retina of *Necturus maculosus*. *J. Comp. Neurol.*, 1912, 22, 405—445.
- Pappas G. D., Purpura D. P. Fine structure of dendrites in the superficial neocortical neuropil. *Exp. Neurol.*, 1961, 6, 4, 507—530.
- Pappius H., Elliot K. Water distribution in incubated slices of brain and other tissues. *Can. J. Biochem. Physiol.*, 1956, 34, 1007—1022.
- Patton H. D., Amassian V. E. Single and multiple unit analysis of cortical stage of pyramidal tract activation. *J. Neurophysiol.*, 1954, 17, 345—364.
- Patton H. D., Amassian V. E. The pyramidal tract its excitation and functions. В кн.: *Handbuch of Physiology*, I, II. Washington, 1960, 837—861.
- Pearce G. W. A classification and quantitative study of the normal boutons terminaux of the sixth cervical segment of the spinal cord of the cat. В кн.: *Progress in Neurobiology*. Ed. A. Kappers, 1956, 34—35.
- Pearce G. W., Glee P. A statistical study of the boutons terminaux of the cervical region of the spinal cord of the cat. *J. of Anat.*, 1955, 89, 4, 563.
- Pearl T. Biometrical studies on man. Variation and correlation in brain-weight. *Biometrika*, 1905, 4, 13—104.
- Pearson C., 1892. Цит. по Я. Я. Рогинскому и М. Г. Левину, 1955.
- Pease D. C. Nodes of Ranvier in the central nervous system. *J. Comp. Neurol.*, 1955, 103, 11—15.
- Pease D. C., Baker R. F. Electron microscopy of nervous tissue. *Anat. Rec.*, 1951, 100, 505—530.
- Peele T. L. Cytoarchitecture of individual parietal areas in the monkey (*macaca mulatta*) and the distribution of the efferent fibers. *J. comp. Neurol.*, 1942, 77, 3, 693—723.
- Peele T. L. The neuroanatomical basis for clinical neurology. London, 1954.
- Penfield W. Neuroglia. В кн.: *Cytology and cellular pathology of the nervous system*. New York, 1932.

- Perese D. M., Fracasso J. E. Anatomical considerations in surgery of the spinal cord. A study of vessels and measurements of the cord. *J. Neurosurg.*, 1959, 16, 3, 314—325.
- Peter U. B., Flexner L. B. Biochemical and physiological differentiation during morphogenesis. VIII. Quantitative morphological studies in the developing cerebral cortex of the fetal guinea pig. В кн.: *Ultrastructure and cellular chemistry of neural tissue*. New York, 1957, 105.
- Peter V., Gattir K. Thin sections for electron microscopy. *J. of Bioph. Biochem. Cytol.*, 1958, 4, 2.
- Peters A., Muir R. Relationship between axon and Schwann cells during development of peripheral nerves in rat. *J. Exper. Physiol.*, 1959, 44, 117—130.
- Peters G. Sensory nerve cells in the dorsal roots of human spinal nerves. *Anat. Rec.*, 1940, 78, 1, 113—118.
- Peters V. B., Flexner L. B. Biochemical and physiological differentiations during morphogenesis. В кн.: *Ultrastructure and cellular chemistry of neural tissue*. New York, 1957.
- Petit-Dutaillis D. A., Delmas, Pertuiset B. Le réseau veineux du cortex cérébral. *Sem. Hôp. Paris*, 1950, 26, 13, 543—552.
- Petrén T. Die Kapillarisation der motorischen Hirnrinde bei cavia cobaya. *Morph. Jahrb.*, 1938, 82, 537—553.
- Pfeifer R. A. Die Angioarchitektonik der Grosshirnrinde. Berlin, 1928.
- Pfeifer R. A. Anastomosen der Hirngefässe, dargestellt am asphyktisch hyperämischen Kindergehirn. *J. Psychol. Neurol.*, 1931, 42, 1—2, 1—177.
- Phillips C. G. Intracellular records from Betz cells in the cat. *Quart. J. Exper. Physiol.*, 1956, 41, 58—69.
- Pickworth F. A. A new method of study of the brain capillaries and its application to the regional localization of mental disorders. *J. Anat.*, 1934, 69, 62—70.
- Pilleri G. Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Nagetiergehirns. *Acta anatomica, Suppl.*, 1959, 38, 1—122.
- Polyak S. The retina. Chicago, 1942.
- Pompeiano O., Brodal A. Experimental demonstration of ■ somatotopical origin of rubro spinal fibers in the cat. *J. Comp. Neurol.*, 1957, 108, 2, 225—251.
- Pope A. Disc. В кн.: *Biology of Neuroglia*. Ed. Windle, 1958, 225—226.
- Pope A., Hess H. H., Allen J. Ultrastructure and cellular chemistry of nervous tissue. New York, 1957.
- Popoff N. Ueber einige Grössenverhältnisse der Affenhirne. *J. Psychol. u. Neurol.*, 1929, 38, 82—90.
- Porter K. The fine structure of cells. *Fed. Proc.*, 1955, 14, 3, 673—683.
- Potter S. M. Redistribution of blood to the brain due to localized cerebral arterial spasm. *Brain*, 1959, 82, 3, 367—376.
- Powell T. P. S., Guillery R. W., Cowan W. M. A quantitative study of the fornix mamillo-thalamic system. *J. of Anat.*, 1957, 91, 4, 419—435.
- Prince R. H., Graham M. A., Barr M. Nuclear morphology according to sex in *Macacus rhesus*. *Anat. Rec.*, 1955, 122, 153—171.
- Pütter A. Die Augen der Wassersäugetiere. *Zool. Jahrb., Abth. f. Anat. u. Ontog. d. Thiere*, 1903, 17, 99—402.
- Ramon-Moliner E. The histology of the postcruciate gyrus in the cat. I. Quantitative studies. *J. Comp. Neurol.*, 1961, 117, 43—62.
- Ranson S. W., Clark S. L. The anatomy of the nervous system. W. B. Saunders. X Ed., 1959.
- Rasmussen A. T. Studies of the VIII-th, cranial nerve of man. *Laryngoscope*, 1940, 50, 67—83.
- Rauber-Kopsch F. Handbuch und Atlas d. Anatomie des Menschen. 15 Aufl. 1940, Bd. III, 382.
- Rebhan I. Der Grauzellkoeffizient der menschlichen Hirnrinde. *Acta anat.* 1956, 27, 361—386.

- Reinis S. Changes in the relative vascularity of various parts of the central nervous system after the elimination of neocortex. *Acta anat.*, 1961, 46, 1—2, 73—80.
- Rexed B. The cytoarchitectonic organization of the spinal cord in the cat. *J. Comp. Neurol.*, 1952, 96, 3, 415—466.
- Rexed B., Sourander P. The caliber of central and peripheral neurites of spinal ganglion cells and variations in fiber size at different levels of dorsal spinal roots. *J. Comp. Neurol.*, 1949, 91, 2, 297—307.
- Rexed B., Swensson A. Über Regeneration der Markscheide bei peripheren Nerven nach Kontinuitätstrennungen. *Ztschr. mikr. Anat. Forsch.*, 1941, 49, 359—387.
- Rexed B., Therman P. Calibre spectra of motor and sensory fibers to flexor and extensor muscles. *J. Neurophysiol.*, 1948, 11, 2, 113—140.
- Rhines R., Windle W. The early development of the fasciculus longitudinalis medialis and associated secondary neurons in the rat, cat and man. *J. Comp. Neurol.*, 1941, 75, 1, 165—186.
- Riese W., Riese H. Investigations on the brain weight of the baboon. *J. Comp. Neurol.*, 1952, 96, 1.
- Robertis, de, E., Sotello J. R. Electron microscope study of cultered nervous tissue. *Exp. Cell. Res.*, 1952, 3, 433.
- Robertis, de, E. Nucleocytoplasmic relationship and basophilia substance (ergastoplasm) of nerve cells. *J. Histochem. a. Cytochem.*, 1954, 2, 341—342.
- Robertis, de, E. Submicroscopic changes of the synapse after nerve section in acoustic ganglion of the quinea pig. *J. Bioph. Biochem. Cytol.*, 1956, 2, 5.
- Robertis, de, E., Gerschenfeld H. M. Submicroscopic morphology and function of glial cells. *Intern. Rev. Neurol.*, 1961, 3, 1—65.
- Roberts F., Young J. Z. The flying spot microscope. *J. Inst. Elec. Eng.*, 1952, 99, 747.
- Robertson J. D. The ultrastructure of adult vertebrate peripheral myelinated nerve fibres in relation to myelogenesis. *J. Bioph. Biochem. Cytol.*, 1955, 1, 4, 271—272.
- Robertson J. D. Some aspects of ultrastructure of double membranes. В кн.: *Progress in neurobiology*, 1957.
- Robins E., Smith D. E., Eydtt K. M. The quantitative histochemistry of cerebral cortex. *J. Neurochem.*, 1956, 1, 54—67.
- Rogalski T. The visual paths in a case of unilateral anophthalmia with special reference to the problem of crossed and uncrossed visual fibres. *J. Comp. Neurol.*, 1946, 80, 3, 153—159.
- Röhrs P. Vergleichende Untersuchungen an Hirnen. *Zschr. Wiss. Zool.*, 1955, 158, 341—420.
- Roizin L., Dmochovski. Comparative histologic and electron microscopic investigations of the central nervous system. *J. Neuropath. a. Exper. Neurol.*, 1956, 15, 12—32.
- Romanes G. I. The motor cell columns of the lumbosacral spinal cord of the cat. *J. Comp. Neurol.*, 1951, 94, 2, 313—358.
- Romanes G. I. Motor localization and the effects of nerve injury on the ventral horn cells of the spinal cord. *J. of Anat.*, 1946, 8, 3, 117—131.
- Roofe P. G. The rate of flow of blood through capillaries in the olfactory lobe of the brain of amblystoma tigrinum. *Anat. Rec.*, 1959, 133, 2, 421.
- Roofe P. G. Capillary density and blood volume rate of flow per cubic millimeter of brain tissue in the olfactory lobe of amblystoma tigrinum. *Anat. Rec.*, 1959, 133, 2, 421.
- Rose J., Mountcastle. Touch and Kinesthesia. В кн.: *Handbuch. Physiologie*, section I, v. I, 1959, 387—431, Washington.
- Rose M. Über das histologische Prinzip der Einteilung der Grosshirnrinde. *J. Psychol. u. Neurol.*, 1926, 32, 97.
- Rose M. Anatomie der Grosshirnrinde. В кн.: *Handbuch der Neurologie*, herausgeg. v. O. Bumke u. O. Foerster. Berlin, 1935, 1, 541—778.
- Rosenthal I. Цит. по: H. Vierordt, 1906.

- Rothmann M. Ueber die Degeneration der Pyramidenbahnen nach einseitiger Extirpation der Extremitätencentren. *Neurol. Cbl.*, 1896, 15, 494; 530.
- Roussle R., Roulet F. *Mass und Zahl in der Pathologie*. Berlin — Wien, 1932.
- Rowland L. D., Mettler F. Cell connection and laminar thickness in the frontal cortex of psychotic patients. *J. Comp. Neurol.*, 1949, 90, 255—280.
- Rowland L. P., Mettler F. Number of cells in frontal cortex of psychotic patients. Studies of cortex removed at operation. *J. Comp. Neurol.*, 1949, 90, 281—319.
- Rüdingen H. Über die Gehirne verschiedener Hundrassen. *Sitz. Ber. Math. Phys. Abt. Akad. Wiss., München*, 1894, 2, 249—255.
- Russell I. R., De Myer W. The quantitative cortical origin of pyramidal axons of *Macaca rhesus*. With some remarks on the slow rate of axolysis. *Neurology*, 1961, 11, 2, 96—108.
- Ryzen M. Application of the scanning densitometer to cell measurement within the human cerebral cortex. *Anat. Rec.*, 1954, 121 (abstracts).
- Ryzen M. A microphotometric method of cell enumeration within the cerebral cortex of man. *J. Comp. Neurol.*, 1956, 104, 2, 233—245.
- Ryzen M., Campbell B. Organization of the cerebral cortex. III. The cortex of *Sorex pacificus*. *J. Comp. Neurol.*, 1955, 102, 2, 365—423.
- Sakla F. B. Postnatal growth of the cervical spinal cord of the albino mouse and the dendritic organization of its ventral horn cells. *J. Comp. Neurol.*, 1959, 113, 3, 491—507.
- Sakuma, Fumihisa. Studies on the cerebral arteries of *Macacus cyclopsis*. *Acta med. nagasakiensia*, 1961, 5, 4, 160—181.
- Saito H. (Сайто Х.) Comparative anatomical studies on the corpus striatum of the ungulates. *Bull. Kobe Med. Coll.*, 1960, 18, 3, 791—815.
- Sapir T. D. Zur individuellen Architektonik der Grosshirnrinde des Menschen. *J. Psychol. u. Neurol.*, 1929, 39, 390—428.
- Schadé J. P. Differential growth of nerve cells in cerebral cortex. *Growth*, 1959, 23 (2), 159—167.
- Schadé J. P. Differential growth of the cerebral cortex. *Anat. Rec.*, 1959, 133, 2, 425.
- Scammon R. E., Dunn H. L. Empirical formulae for the postnatal growth of the human brain and its major subdivisions. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.*, 1922, 19, 114—117.
- Schadé J. P. Differential growth of nerve cells in cerebral cortex. *Growth*, 1959, 23, 159—167.
- Schadewald M. Transynaptic effect of neonatal axon section on bouton appearance about somatic motor cells. *J. Comp. Neurol.*, 1942, 77, 3, 739—746.
- Schadewald M. Effects of cutting trochlear and abducens nerves on end bulbs about cells of corresponding nuclei. *J. Comp. Neurol.*, 1941, 74, 239—246.
- Scharrer E. The functional significance of the capillary bed in the brain of the opossum. *Anat. Rec.*, 1939, 75, 319—340.
- Scharrer E. A technique for the demonstration of the blood vessels in the developing central nervous system. *Anat. Rec.*, 1950, 107, 319—327.
- Scheibel M. E., Scheibel A. B. Структурный субстрат интеграции ретикулярной сердцевины ствола мозга. В кн.: Ретикулярная формация мозга. Пер. с англ. М., 1962, 38—59.
- Scheinberg P., Blackburn I., Rich M., Saslow M. Effects of aging on cerebral circulation and metabolism. *Arch. Neurol. Psychiat.*, 1953, 70, 1, 77—85.
- Schiller H. Sur le nombre et le calibre de fibre nerveuse du nerf oculomoteur commun chez le chat nouveau né et le chat adulte. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 1889.
- Schimert I. Der Nervous intermedius und das Ganglion geniculi nervi facialis. *Zschr. f. mikroskopisch.-anat. Forsch.*, 1936, 39, 1, 35—44.

Schlesinger
gaenic
schlate
psychia
schmitt
Schnitz
ponent
Scholz
gisch-an
Hirngev
Schroeder
Handbu
791.
Schroeder
Actas C
Shariff C
1953, 98
Sheinin J
minal ne
Neurol.,
Shindo K
leus. Bul
Sholl D. A
cability c
1948, 135
Sholl D. A
Sholl D. A
cortices c
Sholl D. A
89, 33—4
Sholl D. A
ficance o
1956, 324
Sholl D. A
ral cortex
Shultz R.
rons and
1957, 100
Silver M.
rol., 1942,
Simpson I
Neurol. P
Sinclair I.
ports Biol
Siwe S. A.
1931, 2, 59
Sjöstrand
scope. Inte
Sjöstrand
Modern as
Sjöstrand
menge in
schieden
Sjöqvist O.
1938.
Smith C. G.
Neurol., 194
Smith C. G.
Neurol., 193

- Schlesinger B. Venous drainage of the brain with special reference to the galenic system. *Brain*, 1936, 62, 274—291.
- Schlote W. Zur Gliarchitectonik der menschlichen Grosshirnrinde. *Arch Psychiat. u. Nervenkrankh.*, 1959, 199, 6, 573—595.
- Schmitt T. O. Ultrastructure of nerve myelin. В кн.: *Biology of myelin*, 1959.
- Schnitzlein H. N., Rowe L. C., Hoffman H. H. The myelinated component of the vagus nerves in man. *Anat. Rec.*, 1958, 131, 4, 649—667.
- Scholz W. Histologische Untersuchungen über Form, Dynamik und pathologisch-anatomische Auswirkung funktioneller Durchblutungsstörungen des Hirngewebes. *Kongress. Verh. f. ges. inn. Med.*, 1939, 51.
- Schroeder A. H. Gliarchitektonik der menschlichen Grosshirnrinde. В кн.: *Handbuch d. Neurologie*, herausgegeben v. Bumke u. Foerster, Bd. I, 1931, 791.
- Schroeder A. H. La Gliarquitectura de la corteza cerebellosa del hombre. *Actas Congr. Intern. Montevideo*, 1935, VII.
- Shariff G. A. Cell counts in the primate cerebral cortex. *J. Comp. Neurol.*, 1953, 98, 381—400.
- Sheinin J. J. Typing of the cells of the mesencephalic nucleus of the trigeminal nerve in the dog based on Nissl granule arrangement. *J. Comp. Neurol.*, 1930, 50, 1, 109—132.
- Shindo Kinichi (Синдо). Prenatal development of the human facial nucleus. *Bull. Kobe Med. Coll.*, 1959, 16, 11, 168—191.
- Sholl D. A. The quantitative investigation of the vertebrate brain and applicability of allometric formulae to its study. *Proc. Roy. Soc. Ser. B., London*, 1948, 135.
- Sholl D. A. A study in quantitative cytoarchitectonics. *J. Anat.*, 1953, 92, 4, 633.
- Sholl D. A. Dendritic organization of the neurons of the visual and motor cortices of the cat. *J. Anat.*, 1953, 87, 387—406.
- Sholl D. A. The organization of the visual cortex in the cat. *J. Anat.*, 1955, 89, 33—46.
- Sholl D. A. The measurable parameters of the cerebral cortex and their significance on its organization. В кн.: A. Kappers. *Progress in Neurobiology*, 1956, 324—333.
- Sholl D. A. A comparative study of the neuronal packing density in the cerebral cortex. *J. Anat.*, 1959, 93, 2, 143—158.
- Shultz R. L., Maynard E. A., Pease D. C. Electron microscopy of neurons and neuroglia of cerebral cortex and corpus callosum. *Am. J. Anat.*, 1957, 100, 369.
- Silver M. L. The motoneurons of the spinal cord of the frog. *J. Comp. Neurol.*, 1942, 77, 1, 1—33.
- Simpson D. A. The efferent fibres of the hippocampus in the monkey. *J. Neurol. Psychiat.*, 1952, 15, 79—92.
- Sinclair I. G. A developmental study of the fourth cranial nerve. *Texas reports Biol. a. Med.*, 1958, 16, 2, 257—267.
- Siwe S. A. Das Nervensystem. В кн.: *Handbuch der Anatomie des Kindes*, 1931, 2, 590—728.
- Sjöstrand F. S. The ultrastructure of cells as revealed by electron microscope. *Intern. Rev. Cytol.*, 1956, 5, 456.
- Sjöstrand F. S. Electron microscopy of myelin nerve cells a. tissue. В кн.: *Modern aspects of Neurology*, 1960, 188—232.
- Sjöstrand F. S. Eine Methode für quantitative Bestimmungen der Blutmenge in den feineren Blutgefässen in verschiedenen Organen und in verschiedenen Geweben desselben Organs. *Scand. Arch. Physiol.*, 1934, 68, 160.
- Sjöqvist O. Studies on pain conduction in the trigeminal nerve. *Helsingfors*, 1938.
- Smith C. G. Age incidence of atrophy of olfactory nerves in man. *J. Comp. Neurol.*, 1942, 77, 3, 589—596.
- Smith C. G. The specific gravity of the brain of the male albino rat. *J. Comp. Neurol.*, 1930, 50, 97—108.

- Smithies J. K., Gibson W. C., Purkis V. A.: The distribution and morphology of boutons terminaux in the human cerebrum. A quantitative study. *J. Comp. Neurol.*, 1957, 108, 2, 173—210.
- Sokoloff L. Factors regulating the total and regional circulation of the brain. В кн.: Factors regulating blood flow. (Proc. 3rd Conf. Milwaukee, Wisc., Apr. 1956). Washington, D. C., Amer. Physiol. Soc., 1958, 79—87. Discuss., 87—88.
- Sokoloff L. Aspects of cerebral circulatory physiology of relevance to cerebrovascular disease. *Neurology*, 1961, 11, 42, 34—40.
- Solnitzky O. Volumetric and reconstruction studies of the mammalian lateral geniculate nucleus. *Anat. Rec.*, 1945, 91, 300.
- Solnitzky O. Volumetric and reconstruction studies of the primates cerebellar nuclei. *Anat. Rec.*, 1945, 91, 300.
- Solnitzky O., Harman P. Visual cortex in primates. *J. Comp. Neurol.*, 1946, 85, 313—421.
- Solnitzky O., Harman P. Occipital region of galago. *J. Comp. Neurol.*, 1946, 84, 339—385.
- Spann W. Das Hirngewicht in Beziehung zur Todesursache. *Dtsch. Ztg. gericht. Med.*, 1955, 44, 733—741.
- Spitzka E. A. Brain weights of animals with special reference to the weight of the brain in macaque monkey. *J. Comp. Neurol.*, 1903, 13, 9—17.
- Sprague J. M. Motor and propriospinal cells in the thoracic and lumbar ventral horn of the rhesus monkey. *J. Comp. Neurol.*, 1951, 95, 1, 103—124.
- Stelmasiak M. Współzależność między objętościami i powierzchniami jąder ciała prążkowanego u człowieka. *Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska*, 1952, Sectio D, VII, 13, 223—246.
- Stelmasiak M. Współzależność pomiędzy przedmurzem a innymi cechami morfologicznymi mózgu u człowieka. *Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska*, 1954, Sectio D, IX, 7, 100—112.
- Stelmasiak M. Współzależność pomiędzy długością półkuli mózgu a komorą boczną mózgu u człowieka. *Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska*, 1954, Sectio D, IX, 8, 113—130.
- Stelmasiak M. Objętość przedmurza w półkuli mózgu u człowieka. *Folia Morphologica*, 1955, 2, 137—144.
- Stephan H. Methodische Studien über den quantitativen Vergleich architektonischer Struktureinheiten des Gehirns. *Zschr. für wiss. Zool.*, 1960, 164, 1—2.
- Stephan H. Vergleichend anatomische Untersuchungen am Insectivorengehirn 5. Die quantitative Zusammensetzung der Oberfläche des Allocortex. *Acta anat. Basel*, 1961, 44, 12—59.
- Stevens S. S., Davis H. Hearing, its psychology and physiology. New York, 1938.
- Stopford J. S. B. The arteries of the Pons and Medulla oblongata. *J. Anat. a. Physiol.*, 1916, 50, 11, 131—164.
- Stowell. Effect on tissue volume of various methods of fixation dehydration and embedding. *Stain Techn.*, 1941, 16, 67—83.
- Suberto. Цит. по А. Г. Михайлову и С. С. Михайлову, 1960.
- Sugita Nacki. Comparative studies on the growth of the cerebral cortex. VIII. General revue of data for the thickness of the cerebral cortex and the size of the cortical cells in several mammals together with some postnatal growth changes in the structures. *J. Comp. Neurol.*, 1918, 29, 241.
- Suitsu N. Comparative studies on the growth of the corpus callosum. I. On the area of the corpus callosum, measured on the sagittal section of the albino rat brain. *J. Comp. Neurol.*, 1920/21, 32, 1, 35—60.
- Sullivan P. R. a. oth. Cell count in the lateral geniculate nuclei of man. *Neurology*, 1958, 8/7, 566—567.
- Sweet W. Pain. В кн.: Handbuch Physiology. Washington, 1959, section 1, 1, 459—507.

- Swensson A. Über die Anzahl der markhaltigen Nervenfasern in verschiedenen Teilen der hinteren Rückenmarkswurzeln. *Acta anat.*, 1948, 6, 1/2, 145—151.
- Swensson A. Faseranalytische Untersuchungen am Nervus IV und VI. *Acta anat.*, 1949, 7, 154—172.
- Sychowa B. The morphology and topography of the thalamic nuclei of the dog. *Acta biol. exptl.*, 1961, 21, 101—120.
- Tadahico Narihara. Numerical study on fiber components of pyramidal tract. *J. Kyoto prefect med. Univ.*, 1961, 69, 855—868. *Рец.: Neurol. Zbl.*, 1962, 168, 3, 212.
- Tamagaki Riyo (Тамараки). Comparative anatomical studies on the cerebellar nuclei of the primates. *Bull. Kobe Med. Coll.*, 1959, 17, 2, 387—421.
- Taniguchi Hiroshi (Танигучи). A comparative anatomical study on the cochlear nucleus in the Rodent and the Chiroptera. *Bull. Kobe Med. Coll.*, 1959, 17, 2, 483—514.
- Tankard M. G., Harman P. J. Statistical verification of a caudato-orbitofrontal tract in monkey brain. *Acta anat.*, 1955, 123, 2, 419.
- Tasaki I. Conduction of nerve impulse. *Handbuch. Physiology. Washington*, 1959, Sect. I, 1, 75—123.
- Tateishi Kanji (Татэиси). Comparative anatomical study on the minor subdivision of the inferior olivary nuclei in the artiodactyla. *Bull. Kobe Med. Coll.*, 1959, 17, 2, 455—482.
- Testut L. *Traité d'anatomie humaine*. Paris, 1900, 2, 808.
- Tergast. Über das Verhältnis vom Nerve und Muskel. *Arch. f. mikr. Anat.*, 1873, 9, 36—46.
- Thews G. Die Sauerstoffusion im Gehirn. *Pflüg. Arch. ges. Physiol.*, 1960, 271, 197—226.
- Tilney F., Riley H. A. The form and functions of the central nervous system. 3rd ed., 1938.
- Tomasch J. A quantitative analysis of the human anterior commissure. *Acta anat.*, 1957, 30, 902—906.
- Tomasch J., Ebnessajjade D. The human nucleus ambiguus. A quantitative study. *Anat. Rec.*, 1961, 141, 3, 247—252.
- Tomasch J., Etemadi A. A. Human hypoglossal nucleus (a quantitative study). *J. Comp. Neurol.*, 1962, 119, 1, 105—112.
- Tomasch J., MacMillan A. The number of fibers in the corpus callosum of the white mouse. *J. Comp. Neurol.*, 1957, 107, 1, 165—168.
- Tomasch J., Malpass A. J. The human motor trigeminal nucleus. A quantitative study. *Anat. Rec.*, 1958, 130, 1, 91—103.
- Tomonaha (Томонара Хиромити). Angioarchitectural studies on the cerebral arteries in special reference to the arterial branching of the brain stem. *Fukuoka acta med.*, 1961, 52, 3, 228—245.
- Tower D. B. Structural and functional organization of mammalian cerebral cortex. The correlation of neuron density with brain size. Cortical density in the finwhale with a note on the cortical neurone density in the indian elephant. *J. Comp. Neurol.*, 1954, 101, 19—53.
- Tower D. B., Elliot K. A. C. Activity of acetylcholine system in cerebral cortex of various unanesthetized mammals. *Amer. J. Physiol.*, 1952, 168, 747—759.
- Tower D. B., Schade J. P. Structure and function of the cerebral cortex. Proceedings at the sec. Intern. meeting of neurobiologist. Amsterdam, 1959, Amst. — London — New York, 1960, XI, 448.
- Tramer T. Studien zur Rindenstruktur und Oberflächengrösse des Gehirns. *Arb. Hirnanat. Inst. Zürich*, 1914, 9.
- Treff W. M. Correlation between the pathology of nerve cell and cell changes in schizophrenia. *J. Hirnforsch.*, 1962, 5, 39—58.
- Treff W. M. Interferometrische Dickenbestimmung von Hirnschnitten. *J. Hirnforsch.*, 1963, 6, 1, 71—78.

- Truscott B. L. Preliminary anatomical studies of collateral circulation within the circle Willis and its major vessels. *Acta anat.*, 1955, 121, 421.
- Tyrell L. W., Richter D. The lipids of cell nuclei isolated from human brain cortex. *J. Biochem.*, 1951, 49, 4.
- Uttley A. M. Probabality of neural connexions. *Proc. roy. Soc., Ser. B.*, 1955, 144, 917.
- Valkenburg. Zur vergleichenden Anatomie des mesencephalen Trigeminsanteil. *Folia neurobiologica*, 1909, 5, 360.
- Ventra D. Aspetti al microscopio elettronico della struttura submicroscopica delle sostanze basofile del citoplasma nervoso. *Acta neurol.*, 1955, 10, 5, 585—602.
- Verhaart W. J. C. The pes pedunculi and pyramid. *J. Comp. Neurol.*, 1948, 88, 1, 139—155.
- Verhaart W. J. C. Hypertrophy of pedunculi and pyramid as result of degeneration of contralateral corticofugal fiber tracts. *J. Comp. Neurol.*, 1950, 92, 1, 1—17.
- Verhaart W. J. C. Fiber analysis of the basal ganglia. *J. Comp. Neurol.*, 1950, 93, 3, 425—441.
- Verhaart W. J. C., Kramer W. The uncrossed pyramidal tract. *Acta psychiatr. neurol. Scand.*, 1952, 27, 1—2, 181—200.
- Verhaart W. J. C. The pyramidal tract. Its structure and functions in man and animals. *World neurology*, 1962, 3, 1, 43—53.
- Vierordt H. Anatomische, physiologische und physikalische Daten und Tabellen. Jena, 1906.
- Vogt H. Studien über das Hirngewicht der Idioten, 1906.
- Vogt C., Vogt O. Weitere Ausführungen zum Arbeitsprogramm des Hirnforschungsinstitutes in Neustadt (Schwarzwald). *J. f. Hirnforschung*, 1956, 11, 6, 404—425.
- Vogt O., Vogt C. Zur anatomischen Gliederung des Cortex cerebri. *J. Psychol. u. Neurol.*, 1903, 2, 160.
- Vogt O., Vogt C. Thalamusstudien. *J. Psychol. u. Neurol.*, 1941, 1—3, 50.
- Walberg F., Brodal A. Pyramidal tract fibers from temporal and occipital lobes. An experimental study in the cat. *Brain*, 1953, 76, 491—508.
- Wagner M. Massbestimmung der Hirnoberfläche. Diss. Gottingen, 1864. Цит. по: H. Stephan. 1960.
- Walsch F. B. Clinical Neuro-ophtalmology. 2-nd ed. Baltimore, 1957.
- Webster I. E., Gurdjian E. S., Martin F. A. Considerations concerning increasing cerebral blood flow in cerebral insufficiency. *J. Neurosurg.*, 1957, 14, 2, 152—159.
- Weidenreich F. The skull of *Sinanthropus pekinensis*. *Palaeontologica Sinica*, Ser. D., 1943, 5, 19—28.
- Weil A. A comparative quantitative study of proprioceptive tracts of mammals. *J. Comp. Neurol.*, 1927, 44, 61.
- Weil A. A rapid method for staining myelin sheaths. *Arch. Neurol. Psychiat.*, 1928, 20, 392—393.
- Weil A. The measurement of cerebral and cerebellar surfaces. The determination of the shrinkage of the surface of different vertebral brains. *Arch. Neurol. Psychiat.*, 1928, 20, 834—835.
- Weil A., Lassek A. The quantitative distribution of the pyramidal tract in man. *Arch. Neurol. a. Psychiat.*, 1929, 22, 495—510.
- Weinberg E. The mesencephalic root of the fifth nerve. A comparative anatomical study. *J. Comp. Neurol.*, 1928, 46, 249. Цит. по Buskirk, 1945.
- Weinert H. Ursprung der Menschheit. Stuttgart, 1932.
- Welker H., Brandt A. Gewichtswerte der Körperorgane bei den Menschen und den Tieren. *Arch. Anthop.*, 1903, 28, 1—89.
- Werner L. Die Kapillarabstände in verschiedenen Hirnregionen der Katze. *Zschr. f. Zellforsch.*, 1961, 54, 199—206.

- Werner L. Zur Methodik quantitativer angioarchitektonischer Untersuchungen am Hirnstamm des Meerschweinchens. Zeitschr. mikroskopisch-anat. Forschung, 1963, 69, 3, 439—455.
- Whitnall S. E. An anatomy of the human orbit and accessory organs of vision. 2nd. ed. London, 1932.
- Whittier J. R., Mettler F. Studies on the subthalamus of the rhesus monkey. J. Comp. Neurol., 1949, 90, 281—319.
- Wiercinski A. Tempo ewolucyjnych cech craniometrycznych u hominidae. Acta Paleont. Polon., 1956, 1, 241—256.
- Wohlfart G., Swank R. L. Pathology of amyotrophic lateral sclerosis. Fibre analysis of the ventral roots and pyramidal tracts of the spinal cord. Arch. Neurol. Psychiat., 1941, 46, 783—799.
- Wolf G. A. Jr. The ratio of preganglionic neurons to postganglionic neurons in the visceral nervous system. J. Comp. Neurol., 1941, 75, 2, 235—243.
- Wolff H. G. The cerebral blood vessels. Anatomical principles. Res. Publ. Ass. Ment. Dis., 1938, 18, 29—68.
- Woolsey C. N., Chang H.-T. Activation of the cerebral cortex by antidromic volleys in the pyramidal tract. Res. Publ. Ass. Nerv. Ment. Dis., 1948, 27, 146—161.
- Wünscher W. Cytoarchitektonik und Involution einiger Hirnstammkerne mit vegetativen Funktionen und der oberen Olive. J. f. Hirnforsch., 1956, 11, 5, 354—390.
- Wyckoff R. W. G., Young J. L. The motoneuron surface. Proc. Roy. Soc. Ser. B., 1956, 144, 917, 440—450.
- Yamamoto T. On the thickness of the unit membrane. J. of Cell. Biol., 1963, 17, 413—423.
- Young J. L. Synapses in the spinal cord. В кн.: Progress in Neurobiology, ed. by J. A. Kappers. Amsterdam — New York, 1956, 3—87.
- Zeitler E., Barr C. F. Contributions to the quantitative interpretation of electron microscope pictures. Exp. Cell. Res., 1957, 12, 1.
- Zotterman Y. A note on the relation between conduction rate and fiber size in mammalian nerves. Scand. Arch. Physiol., 1937, 77, 123.
- [Zotterman Y.] Цоттерман. Нервные механизмы боли ■ зуда. Пер. с англ. М., 1962.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Глава I. Методика количественных определений морфологических структур центральной нервной системы (С. М. Блинков и И. И. Глезер)	5
§ 1. Вес мозга	6
§ 2. Объем мозга	8
§ 3. Поверхность мозга	9
§ 4. Линейные размеры мозга	14
§ 5. Толщина срезов и ее значение для количественных определений	15
§ 6. Нейроны. Размеры	18
§ 7. Нейроны. Количество и суммарный объем	23
§ 8. Глиальные клетки и глиальный индекс	29
§ 9. Нервные волокна	31
§ 10. Кровеносные сосуды	32
Глава II. Количественный анализ структуры нейрона (И. И. Глезер)	39
§ 1. Вес и объем нейрона. Соотношение между размерами тела нейрона и его отростками	—
§ 2. Тело нейрона и его органеллы	41
Клеточная мембрана	—
Тигроид	42
Аппарат Гольджи	43
Митохондрии	44
Нейрофибриллы	46
§ 3. Ядро и ядрышко	—
§ 4. Отростки нейрона	50
Дендрит	—
Аксон и его оболочка	—
§ 5. Синапсы	53
§ 6. Величины межклеточных промежутков и конструкция центральной нервной системы	54
Глава III. Спинной мозг (С. М. Блинков)	56
§ 1. Вес, длина, объем и диаметр поперечного сечения	—
§ 2. Спинномозговые узлы	59
§ 3. Спинномозговые корешки и пограничный симпатический ствол	61
Задние корешки	—
Передние корешки	65
Пограничный симпатический ствол	70
§ 4. Клеточные формации	—
§ 5. Проводящие пути и синаптический аппарат	75
Проводящие пути	—
Синаптический аппарат	77
§ 6. Некоторые выводы из количественных определений	78
Глава IV. Пирамидный пучок (С. М. Блинков)	82
§ 1. Площадь поперечного сечения. Количество, густота расположения и диаметр волокон	—

Площадь поперечного сечения	82
Количество волокон в пирамидном пучке	83
Густота расположения волокон	84
Диаметр волокон пирамидного пучка	85
§ 2. Место возникновения, место окончания и перекрест волокон	86
Место возникновения волокон	—
Место окончания волокон	90
Перекрест волокон	92
§ 3. Значение пирамидного пучка	94
Глава V. Черепномозговые нервы (С. М. Блинков)	98
§ 1. Подъязычный нерв	—
§ 2. Блуждающий нерв	99
§ 3. Нерв улитки	105
§ 4. Вестибулярный нерв	106
§ 5. Лицевой нерв	108
§ 6. Отводящий нерв	114
§ 7. Тройничный нерв	115
§ 8. Блоковый нерв	119
§ 9. Глазодвигательный нерв	120
§ 10. Зрительный нерв	122
Сетчатка	—
Зрительный нерв	123
§ 11. Обонятельный нерв	125
Глава VI. Вес, объем ■ линейные размеры головного мозга (И. И. Глезер)	127
§ 1. Вес и линейные размеры головного мозга взрослого человека	—
Вес головного мозга	—
Линейные размеры головного мозга	129
§ 2. Вес и объем головного мозга человека в процессе индивидуального развития	—
§ 3. Емкость мозгового черепа у древнейших гоминид, у ископаемого и современного человека	133
§ 4. Вес головного мозга ■ сравнительноанатомическом ряду животных	135
§ 5. Объем желудочков головного мозга	138
Глава VII. Ствол мозга (С. М. Блинков)	141
§ 1. Линейные размеры и объем	—
§ 2. Объем стволовых клеточных формаций	142
§ 3. Количество и густота расположения клеток в ядрах нижнего отдела мозгового ствола	145
§ 4. Количество клеток в четверохолмий и коленчатых телах	147
Нижние бугры четверохолмия и внутренние коленчатые тела	—
Верхние бугры четверохолмия и наружные коленчатые тела	—
§ 5. Проводящие пути мозгового ствола ниже межуточного мозга	149
§ 6. Межуточный мозг. Клетки и волокна	150
Глава VIII. Мозжечок (С. М. Блинков)	155
§ 1. Вес, объем, линейные размеры и поверхность	—
Вес, объем и линейные размеры	—
Поверхность	157
§ 2. Ядра мозжечка	158
§ 3. Кора мозжечка	160
Ширина слоев	—
Количество клеток	161

Размеры клеток	162
Отростки и синаптический аппарат	163
§ 4. Количественные показатели структуры и функция моз- жечка	165
Глава IX. Базальные узлы и спайки переднего мозга (С. М. Блинков)	169
§ 1. Базальные узлы у человека и животных	—
Базальные узлы у человека	—
Базальные узлы у животных	170
§ 2. Мозолистое тело и передняя спайка у человека и живот- ных	172
Глава X. Кора большого мозга. Объем, поверхность, ширина слоев (И. И. Глезер)	174
§ 1. Объем коры	—
§ 2. Поверхность коры	175
Поверхность коры у взрослого	—
Поверхность коры в процессе развития	177
§ 3. Поверхность коры у млекопитающих	180
§ 4. Ширина коры	183
Ширина коры у человека	—
Ширина коры у некоторых млекопитающих	185
Глава XI. Кора большого мозга. Размеры клеток (И. И. Глезер)	188
§ 1. Размеры корковых клеток у взрослого человека	—
Размеры клеток	—
Связь размеров клеток с топографией корковых полей у человека	189
Закон нормального распределения клеток различной вели- чины и структура коры большого мозга человека	—
§ 2. Размеры клеток коры и онтогенезе у человека	191
§ 3. Размеры клеток коры и сравнительноанатомическом ряду млекопитающих	196
Размер клеток у взрослых животных	—
Размер клеток коры и онтогенезе у животных	198
§ 4. Размеры клеток и их значение для функциональных осо- бенностей коры мозга	200
Глава XII. Кора большого мозга. Количество клеток (И. И. Глезер)	203
§ 1. Количество клеток в коре большого мозга человека	—
§ 2. Плотность расположения клеток в коре большого мозга человека	205
Взрослый человек	—
Индивидуальное развитие человека	207
§ 3. Количество и плотность расположения клеток в коре большого мозга животных	209
§ 4. О соотношении между количеством различных типов клеток и мозговой коре	213
Глава XIII. Конструкция анализаторов и двигательных аппаратов (С. М. Блинков)	217
§ 1. Особенности структуры и функции проводящих систем	—
§ 2. Двигательные проводники	221
§ 3. Чувствительные проводники	223
§ 4. Обонятельный анализатор	226
§ 5. Зрительный анализатор	227
§ 6. Слуховой анализатор	229
§ 7. Сходство и различие между структурой обонятельного, зрительного, слухового и общечувствительного анализа- торов	230
Количественные соотношения между периферическими ре- цепторными аппаратами и нервами	—

Количественные соотношения между нервами, подкорковыми и корковыми структурами	231
Слуховой и зрительный анализатор у животных с преобладанием зрительных или слуховых функций	233
§ 8. Корковые структуры. Вопросы доминантности полушария, индивидуальных особенностей мозга и развития ядерных зон анализаторов	235
Соотношение между величиной корковых полей в обоих полушариях и коэффициент асимметрии у человека	—
Сущность индивидуальной изменчивости корковых полей	237
Структура корковых концов анализаторов	239
Глава XIV. Глия (С. М. Блинков)	242
§ 1. Задачи количественных определений глиальных клеток	—
§ 2. Размер глиальных клеток	243
§ 3. Глиальный индекс	244
Глиальный индекс у взрослого человека	—
Глиальный индекс ■ онтогенезе человека	246
Глиальный индекс у животных	247
§ 4. Густота расположения глиальных клеток	248
Густота расположения глиальных клеток у взрослого человека	—
Густота расположения глиальных клеток у человека ■ зависимости от возраста	250
Густота расположения глиальных клеток у животных	251
§ 5. Соотношение между количеством различных типов глиальных клеток	252
§ 6. Общее количество клеток в формациях головного мозга	254
§ 7. Количественные показатели структуры и функция глии	255
Глава XV. Кровоснабжение мозга (С. М. Блинков)	260
§ 1. Внемозговые и радиальные кровеносные сосуды	—
Главные питающие мозг артерии: сонные и позвоночные	—
Артерии виллизиева круга	261
Периферические ветви артерий виллизиева круга	262
Центральные или базальные ветви артерий виллизиева круга	263
Основная артерия (arteria basilaris) и артерии, кровоснабжающие продолговатый мозг, варолиев мост, черепномозговые нервы ■ мозжечок	—
Вены мягкой мозговой оболочки головного и спинного мозга	265
Артериальные анастомозы и петли в мягкой мозговой оболочке большого мозга	—
Радиальные корковые артерии большого мозга	266
§ 2. Внутримозговые кровеносные сосуды	267
Диаметр внутримозговых артерий и вен. Размеры петель капиллярной сети	—
Диаметр капилляров и соотношение между поверхностью их стенки и объемом крови	269
Объем, занимаемый капиллярами ■ мозговом веществе	271
§ 3. Внутримозговая капиллярная сеть	272
Длина капилляров у человека	—
Длина капилляров у животных	273
§ 4. Кровоснабжение нейронов	275
Длина капилляров, скорость кровотока и плотность расположения нейронов	—
Соотношение между капиллярами и нейронами	—
Кровоснабжение и функциональные особенности нервной ткани	276
Таблицы	279
Литература	433

**Самуил Михайлович Блинков
и Илья Исаакович Глезер**

Мозг человека в цифрах и таблицах

Редактор **Е. А. Дыскин**
Техн. редактор **Т. И. Бугрова**
Корректор **А. А. Большаков**
Переплет художника **И. Л. Воеводина**

Сдано в набор 22/V 1964 г. Подписано к печати 8/X 1964 г.
Формат бумаги 60×90¹/₁₆. Бум. л. 14,75+¹/₁₆ бум. л. вкл.
Печ. л. 29,5+¹/₈ печ. л. вкл. Учетно-изд. л. 31,11. ЛН-71.
Заказ 1606. М-31358. Тираж 6000 экз. Цена 1 р. 76 к.

Издательство «Медицина», Ленинградское отделение.
Ленинград, Д-104, ул. Некрасова, д. 10
Ленинградская типография № 1 «Печатный Двор» имени
А. М. Горького «Главполиграфпрома» Государствен-
ного комитета Совета Министров СССР по печати,
Гатчинская, 26.

Отпечатано с матриц типографии № 1 «Печатный двор»
в типографии № 4 Главполиграфпрома,
Социалистическая, 14.

Стр.	Сод.
40	11 св.
124	11 св.
124	16 св.
200	15
272	3 и 15
291	сверху
315	Табл. 23
	заголов
	Табл. 70
	2 и 1 гр.
	справа

С. М. Блинков

Замеченные опечатки

Страница	Строка	Напечатано		Следует читать	
40	11 сверху	9000		2000	
124	11 и 14	м/сек		мсек	
	снизу				
124	16 снизу	из сетчатки, одновременно		из сетчатки одновременно,	
200	15 »	8,25 мк ³		825 мк ³	
272	3 и 15	в одном полушарии		в мозгу	
	сверху	большого мозга			
291	Табл. 23,	Вес (в г)		Вес	
	заголовок				
315	Табл. 70,	8,1	1,7	1,7	Нет
	2 и 1 гр.	14,1	Нет	14,1	8,1
	справа				

С. М. Блинков

19.758.

МЕДИЦИНА • 1964

MOOREHEADS VINTAGE WAX